COUNTWAY LIBRARY
HC 413M G

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/la-cellule_1891_7

# LA CELLULE

# LA CELLULE

## RECUEIL

## DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, professeur de biologie cellulaire,
G. GILSON, professeur d'embryologie, J. DENYS, professeur d'anatomie pathologique,
a l'Université catholique de Louvain.

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS.

TOME VII

1r FASCICULE.

I. Nouvelles recherches sur la structure des organes segmentaires des hirudinées,
par H. BOLSIUS, S. J.

II. La structure des centres nerveux : la moelle épinière et le cervelet,
par A. VAN GEHUCHTEN.

III. Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères,
par S. RAMON Y CAJAL.

IV. Contribution à l'étude de la fermentation du bacille commun de l'intestin,
par V. SCRUEL.

LIERRE
Typ. de JOSEPH VAN IN & Cie,
rue Droite, 48.

LOUVAIN
Aug. PEETERS, Libraire,
rue de Namur, 11.

1891

BOSTON MEDICAL
APR 27 1920
LIBRARY

CATALOGUED
APR 27 1920
M.E.C.

BOSTON MEDICAL
APR 27 1920
LIBRARY

# NOUVELLES RECHERCHES

## SUR LA STRUCTURE DES ORGANES SEGMENTAIRES

DES

## HIRUDINÉES

PAR

H. BOLSIUS, S. J.,
PROFESSEUR AU COLLÈGE DES PÈRES JÉSUITES A LOUVAIN.

*(Mémoire déposé le 6 décembre 1890.)*

# NOUVELLES RECHERCHES

## sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées.

Plusieurs conclusions de nos précédentes recherches sur la structure des organes segmentaires des hirudinées sont en désaccord complet avec ce que nos devanciers ont publié sur cette matière. Aussi avons-nous pensé faire chose utile en en recherchant la confirmation dans d'autres espèces.

Nous avons eu cette année la bonne fortune de capturer plusieurs espèces d'hirudinées, que nous n'avions pas eues précédemment à notre disposition.

A la demande de M. le professeur G. Gilson, M. le professeur Fr. Vejdovsky, de Prague, a bien voulu nous faire la détermination de quelques espèces. Nous lui en sommes d'autant plus reconnaissant, que nul n'est plus autorisé en cette matière difficile que le créateur du genre *Hemiclepsis*.

Voici les espèces sur lesquelles les nouvelles recherches ont porté :

1. *Clepsine complanata B* (1).
2. *Clepsine bioculata.*
3. *Clepsine hyalina.*
4. *Clepsine Carenæ.*
5. *Hemiclepsis tessulata.*
6. *Hemiclepsis marginata.*
7. *Haemopis vorax.*

(1) Le dessin très varié que présentent les divers individus nous avait fait croire que nous avions sous la main des espèces différentes. Cependant le professeur Fr. Vejdovsky les ayant déclarés de la même espèce, nous nous en sommes tenu à sa décision.

Voici les caractères extérieurs de la *Clepsine complanata*, qui nous ont guidé dans la détermination des individus dont nous nous sommes servi dans nos précédentes recherches, ainsi que de ceux dont nous avons fait usage pour le présent mémoire.

Les résultats de ces nouvelles investigations ne se réduisent pas à la confirmation pure et simple de nos précédentes recherches; ils les complètent sur plus d'un point; c'est pourquoi nous en jugeons l'exposé digne de faire l'objet d'un nouveau mémoire.

Ce travail, comme le précédent, a été dirigé par MM. J. B. Carnoy et G. Gilson, nos Professeurs estimés, à l'institut cytologique de l'université de Louvain. Nous renouvelons ici l'expression de notre profonde reconnaissance à ces maîtres éclairés et bienveillants.

L'aperçu historique de notre premier mémoire présente une lacune : nous avons omis de citer un travail important de Vejdovsky(1). Ce mémoire publié dans le recueil de la société royale de Bohême, en langue tchèque, ne nous était pas accessible, et le résumé allemand dont l'auteur l'a accompagné nous avait malheureusement échappé. Nous le regrettons d'autant plus vivement qu'il s'agit d'un savant qui avait déjà corrigé en plusieurs points les descriptions de ses prédécesseurs sur la structure des organes segmentaires.

M. le Professeur Vejdovsky, en nous faisant gracieusement don de son ouvrage, nous a déclaré ne pas avoir pratiqué de coupes microtomiques dans les organes qui nous occupent.

Cette dernière méthode nous a permis de pousser un peu plus loin que lui l'étude de ces merveilleux et difficiles organes, et de fournir à certains de ses résultats une confirmation qui a d'autant plus de valeur qu'en travaillant nous n'avions pas connaissance de son mémoire. On trouvera plus loin l'indication des points déjà élucidés par lui, qui se sont trouvés confirmés par l'étude microtomique que nous avons faite.

Nous tenons à exprimer ici au savant de Prague toute notre gratitude pour la bienveillance qu'il nous a témoignée, et tous nos remercîments pour les encouragements qu'il a bien voulu nous donner.

---

L'espèce qui a fait l'objet du premier mémoire, et que nous appellerons *Clepsine complanata A*, ne portait sur la face dorsale qu'une rangée de points blancs de chaque côté de la ligne médiane. Ces points sont saillants et reliés entre eux par des traits brun-foncé La description donnée par Hyacinthe Carena (*a*) sous le nom de *Hirudo complanata* lui convient parfaitement : *dorso punctis albidis elevatis, lineolis nigris interpositis punctis, ocularibus sex.*

Celle que nous désignons dans les pages qui suivent comme *Clepsine complanata B*, est marquée sur le dos de trois rangées d'espaces blanchâtres, de chaque côté de la ligne médiane. Ces espaces sont de forme assez irrégulière; les plus grands sont sur le bord du corps, les plus petits vers le milieu du dos. Ils ne font pas saillie.

Tous les individus utilisés présentaient strictement ces caractères extérieurs; par conséquent, c'est à la *Clepsine complanata B* qu'appartiennent les figures de ce mémoire.

(*a*) Hyacinthe Carena. *Monographie du genre Hirudo.* — Acad. R° t. XXV, 1820, p. 297.

(1) Fr. Vejdovsky. Exkrecni soustava hirudinei. Extrait des publications de la société royale de Bohême. 23 nov. 1883.

Leydig, d'autre part, dans une note récente (1), nous a vivement reproché de n'avoir pas tenu compte des données qu'il a publiées il y a plus de quarante ans. Bien plus, il nous a même accusé de nous approprier la découverte du caractère intra-cellulaire des canaux excréteurs des organes segmentaires.

Cette dernière accusation paraîtra plus qu'étrange à quiconque a lu notre mémoire. Nous en avons fait justice dans une courte réponse publiée dans la même revue (2), et nous nous réservons de discuter les observations de Leydig dans la 2e partie de ce travail, avec plus de détails que nous n'avions cru le devoir faire en publiant nos premières recherches. Le lecteur pourra juger s'il restait encore quelque chose à décrire dans la structure des organes segmentaires après les publications de Leydig, et si nous méconnaissons la part qui revient au savant de Wurzbourg dans l'histoire du développement de nos connaissances sur les organes excréteurs de l'*Haemopis*.

## MÉTHODES.

Nous n'avons guère modifié nos méthodes.

Ayant remarqué que la liqueur mercurique de Gilson fraîchement préparée prévenait la contraction gênante, dont nous avons parlé dans notre premier mémoire, nous nous sommes abstenu de l'anesthésie, excepté pour le cas d'injection.

Nous jetons directement les animaux dans le fixateur. Une contraction énergique se produit aussitôt; mais elle est suivie instantanément d'un mouvement brusque d'extension, et l'attitude que celui-ci donne à l'animal persiste indéfiniment.

Nous avons aussi pratiqué l'injection interstitielle de la même liqueur.

Pour y réussir, il est de toute nécessité de supprimer d'abord la résistance résultant de la contraction vigoureuse que produit dans les muscles le moindre contact d'un corps excitant.

A cette fin, nous avons narcotisé quelques individus en les exposant à la fumée de tabac sous une cloche. Après deux ou trois heures, ils étaient entièrement flasques et l'injection à l'aide d'une seringue de Pravaz se pratiquait sans aucune difficulté.

---

(1) Fr. Leydig. Intrazelluläre und Interzelluläre Gänge; Biol. Centralbl., 15 août, 1890.

(2) H. Bolsius, S. J. Intrazelluläre Gänge; Erwiderung auf einige Anklange des Hernn Leydig. — Biol. Centralbl., 1 déc., 1890.

Mais nos essais ont démontré que les effets obtenus par cette méthode ne diffèrent pas de ceux que fournit la simple immersion ; nous ne l'avons pas essayée sur toutes les espèces.

La coloration s'est faite surtout en masse, avant l'enrobage. Les individus fixés en entier de la manière que nous venons d'indiquer, après avoir été lavés à l'eau pour enlever l'excédant de réactif, étaient plongés soit dans le carmin picro-aluné (voyez mémoire précédent, p. 376), soit dans un mélange de carmin aluné et d'hématoxyline, soit dans l'hématoxyline pure, toujours en solution concentrée.

Le temps d'imprégnation était de 3 à 24 heures.

L'hématoxyline nous a rendu de bons services, surtout dans la combinaison suivante : après avoir retiré l'individu coloré à l'hématoxyline, nous le lavons pendant une demi-heure dans une solution assez concentrée d'acide picrique pur. Par ce moyen on obtient la double coloration : l'hématoxyline se maintient sur le noyau et l'acide picrique colore en jaune le protoplasme des cellules segmentaires.

Ce même procédé introduit beaucoup de variété dans la coloration des autres tissus du corps. Ainsi les cellules mucipares sont bleues; les spermatozoïdes ont des noyaux rouge-cerise; les ovules sont roses; les cellules épithéliales de l'intestin, rouge-violet avec noyau très foncé; les ganglions, lilas foncé; la chaîne nerveuse, presque noire; les cavités lymphatiques et sanguines, jaune tirant sur le brun; les muscles, jaune de paille avec noyaux rouges; le tissu conjonctif, jaune clair.

Les colorations après coupe ont été faites par les colorants cités plus haut. Nous avons essayé aussi le jaune de métanile et l'orseille. Tous les deux ont donné des colorations presque uniformes sur toute la préparation, sans différences appréciables. Après le carmin et l'hématoxyline, si l'on applique le jaune de métanile, les noyaux retiennent une teinte rouge ou violette, qui tranche nettement sur le jaune du protoplasme et des membranes.

CHAPITRE I.

# DESCRIPTIONS.

## *I. Clepsine.*

### Aperçu anatomique sur l'organe segmentaire.

Les six espèces de *Clepsine* qui vont être examinées dans ce mémoire, présentent dans la structure de leurs organes segmentaires beaucoup de ressemblance.

Pour éviter les répétitions, nous rappellerons une fois pour toutes, la description donnée dans notre mémoire précédent : „ La Cellule“, t. V, fasc. 2, p. 398 et p. 420.

Cette description, dans ses grandes lignes, concorde avec celle de M. Vejdovsky, à part certaines divergences.

Nous distinguons avec lui :

1° Une partie glandulaire.

2° Un canal collecteur unique.

3° Une vésicule urinaire.

Mais pour nous la partie glandulaire est filoïde et ne contient qu'*une* assise de cellules, et cela dans *toutes les espèces citées*.

De plus nous avons constaté que le canal collecteur est relativement court. En ceci nous ne partageons pas l'avis de nos devanciers, comme on le verra plus loin.

Enfin la vésicule, pour nous, n'appartient pas à l'organe segmentaire proprement dit, mais fait partie du *système excrétoire* pris dans son ensemble.

Ajoutons que l'organe segmentaire, dans toutes les espèces, possède *trois canaux* ne s'unissant que dans la partie inférieure pour former le canal collecteur.

Une conséquence nécessaire de la coexistence de *trois* canaux dans *une* cellule, est la formation de *trois* prolongements reliant deux cellules consécutives.

C'est là un détail qu'aucun de nos prédécesseurs n'a pu constater. La raison en est que, pour eux, il n'existe qu'*un seul* canal *revenant sur lui-même*.

Après cet aperçu, commun à l'anatomie de toutes les espèces examinées par nous, nous passons à l'examen de chaque espèce en particulier.

La marche sera la même que celle de notre précédent mémoire. Nous traiterons successivement de la glande, du canal collecteur et de la vésicule urinaire.

### *a*) Clepsine complanata B.

#### 1° Glande.

Les coupes microtomiques du ruban segmentaire le montrent toujours formé d'une seule rangée de cellules, tantôt simplement placées bout à bout, FIG. **1**, tantôt reliées entre elles par des prolongements, FIG. **3**, **6**, **8**.

Les cellules coupées tranversalement, FIG. **5**, **7**, *A*—*M*, montrent les sections des canaux. Leur nombre varie de un à trois, selon les régions affectées par les coupes.

#### A. *Description des cellules*

*Le noyau.*

La structure des noyaux est la même que celle des noyaux de la *Clepsine complanata A*. Le nucléole-noyau ne manque jamais : toutes les figures en témoignent.

Nous n'avons pas trouvé dans la *cellule-porte* de la *Clepsine complanata B*, cet énorme noyau (FIG. **34**, *A* du précédent mémoire) avec un nucléole contenant un nucléolule, qui à son tour présentait intérieurement des corpuscules assez nets. Les FIG. **11** et **12** montrent deux *cellules-porte* avec des noyaux de dimensions ordinaires.

Néanmoins, si nous tenons compte des grossissements sous lesquels ces deux figures sont dessinées, le noyau de la FIG. **12** paraît se rapprocher des gros noyaux de la *Clepsine complanata A*. Car la FIG. **12** provient d'un tout jeune individu; le noyau de cette cellule aurait naturellement pu s'accroître encore considérablement.

Cet accroissement des noyaux devient un fait évident quand on compare les noyaux des FIG. **2** et **5** aux noyaux des FIG. **9** et **10**. Ces quatre figures sont prises sous un même grossissement : les deux premières dans

des individus adultes, les deux dernières dans des individus qui venaient de quitter spontanément le corps de la mère.

Disons cependant que les dimensions des noyaux dans les cellules du ruban sont loin d'être constantes, chez les individus entièrement développés; la FIG. **4** présente trois noyaux de grosseurs différentes, qui indiquent les dimensions typiques des noyaux d'un même organe segmentaire.

On remarquera que le noyau *A* loge deux nucléoles, ce qui est un cas peu fréquent.

Le caryoplasme est très abondant dans tous les noyaux des individus adultes, ainsi que le témoignent les FIG. **1**—**5**.

Dans les jeunes individus, le caryoplasme est plus faible; les noyaux de la FIG. **10**, sont pourvus d'un réticulum plus lâche, et les granulations ont été entassées surtout le long des trabécules à la surface intérieure de la membranule du noyau.

Il est assez rare de rencontrer plus d'un noyau dans une cellule à canaux définitivement constitués. La FIG. **5** en donne un exemple.

Dans les cellules à ramifications terminales, ce fait semble se présenter plus souvent, comme l'indique la FIG. **1**. Nous aurons à revenir sur ce point dans le second chapitre.

Les noyaux mûriformes, décrits et figurés chez la *Clepsine complanata A*, étaient plus rares, sans faire complétement défaut cependant dans les divers exemplaires de la *Clepsine complanata B*, que nous avons eu sous les yeux.

*La membrane.*

Inutile de nous arrêter à la description de la membrane; elle est en tout point semblable à celle que nous avons décrite et figurée précédemment dans *La Cellule*, t. V, fasc. 2, p. 401 et FIG. 32.

*Le protoplasme.*

L'aspect du protoplasme est très varié, et change souvent dans une même cellule.

Dans la cellule *A*, FIG. **1**, on rencontre une portion à trabécules fortes, aboutissant à la membrane *prf*. Les granulations y sont nombreuses et rendent cet endroit très foncé.

Dans la portion opposée, *prc*, on voit au contraire des rangées de granules très fins, courant à peu près radialement du canal *c* à la membrane.

Ce canal *c* est entouré sur toute sa longueur d'une zone semblable de protoplasme régulièrement orienté.

Le protoplasme qui entoure les ramifications terminales, *rt*, ne semble pas encore ordonné d'une manière régulière; il a l'aspect d'un protoplasme ordinaire, comme le reste du corps de la cellule.

Le noyau ne manifeste aucune influence sur la direction du protoplasme environnant.

Dans les cellules de jeunes individus, tels que ceux qui ont fourni les FIG. **9** et **10**, le protoplasme est le plus souvent très peu différentié.

Les cellules de la FIG. **10** portent un réticulum peu fourni et les granulations de l'enchylème sont principalement accumulées près de la membrane et sur la paroi du canal.

La cellule *A* de la FIG. **10** présente un commencement d'orientation et une portion plus claire, *prc*, comme celle que nous venons de décrire dans la cellule *A*, FIG. **1**.

Chez les adultes, là où les canaux sont bien formés, dans la partie moyenne de l'organe, le protoplasme est strié à la périphérie. La zone qui en résulte est parfois bien délimitée, FIG. **3** et **7**; parfois elle s'efface insensiblement, FIG. **6**.

Cette zone est bien moins marquée dans les jeunes individus, FIG. **9**.

Autour de chaque canal, l'orientation est très nette, FIG. **5** et **7**.

Mais les cellules en coupe longitudinale ne présentent pas le protoplasme *orienté* dans les portions éloignées de tout canal. C'est seulement quand les canaux sont rapprochés, comme entre $c^1$ et $c^2$, FIG. **6**, que la striation radiée devient assez nette.

De ces remarques ressort encore, avec une évidence nouvelle, le fait déjà mis en lumière dans notre précédent mémoire, que le noyau n'est pas le seul centre d'orientation du réticulum cytoplasmatique.

*Les canaux internes.*

En général, ces canaux ressemblent à ceux que nous avons décrits chez la *Clepsine complanata A*.

Au lieu de ramuscules effilés que présente la FIG. **1**, *rt*, nous rencontrons, dans le même individu et dans le même organe, des terminaisons en forme de lacune, FIG. **2**, *la*. Ces lacunes communiquent entre elles par des conduits rétrécis, et portent des prolongements effilés en tout semblables aux ramifications terminales.

On trouve ces lacunes non seulement à la périphérie, mais dans toute la masse de la cellule, et leurs ramifications finissent les unes dans le sein du protoplasme, les autres près de la membrane.

Les lacunes de plus grandes dimensions, FIG. **2**, *la*, sont entourées d'une auréole de protoplasme strié; ce qui ne s'observe pas pour les petites lacunes, ni pour les ramifications.

Les cellules à ramifications et à lacunes sont confinées dans la partie supérieure de l'organe; les cellules à canaux bien formés sont bien plus nombreuses que celles qui contiennent des terminaisons.

La paroi des canaux nous a présenté un détail qui se rapproche de ce que nous avons trouvé chez l'*Hirudo medicinalis* et l'*Aulastomum gulo*.

Dans ces deux espèces, nous avons démontré l'existence d'un *plateau* recouvrant la face interne du canal collecteur et des canaux latéraux. Chez la *Clepsine complanata B*, une zone, souvent assez puissante, tapisse aussi toute la lumière du canal.

Cette zone présente toujours un aspect très homogène, FIG. **6**, *zn*, et FIG. **7**, *zn*. Il ne nous a pas été possible, même avec les meilleurs et les plus forts grossissements, d'y apercevoir le moindre indice de la structure radiale des plateaux.

Parfois on voit apparaître quelques stries circulaires très faibles, comme dans la FIG. **5**, autour du canal *c'*; mais ceci peut être une illusion d'optique, produite par la réfringence très grande de cette zone.

D'après les données de la FIG. **6**, où cette zone passe d'une cellule à l'autre à l'intérieur des canaux, on pourrait penser que nous sommes en présence d'une cuticule véritable plutôt que d'un plateau (1).

La puissance de cette zone est très variable, et ne présente pas de relation directe avec la largeur du canal; très forte dans les FIG. **6** et **7**, elle est au contraire très faible dans la FIG. **3**.

La limitation du côté du protoplasme de la cellule est toujours formée par une ligne granuleuse, sur laquelle viennent s'implanter les trabécules rayonnantes.

Cette zone n'est pas visible dans les canaux des jeunes individus, FIG. **9** et **10**; elle manque aussi autour des ramifications, FIG. **1**, et des lacunes terminales, FIG. **2**.

(1) « Une cuticule, » d'après la définition du professeur CARNOY, « est une *membrane continue* « formée par la soudure d'un certain nombre de membranes produites par la différentiation directe du « protoplasme d'autant de cellules sous-jacentes. » cf. *Le poumon des Arachnides*, L. BERTEAUX, dans La Cellule, t. V, fasc. 2, p. 290.

### B. *Rapports des cellules entre elles.*

Les rapports des cellules segmentaires sont loin d'être les mêmes partout.

La portion terminale supérieure des organes contient des cellules souvent largement unies par leur base. C'est à peine si leur limite s'indique par une granulation dense, comme dans la FIG. **1**. On n'y voit pas de membrane limitante entre les deux parties *A* et *B* qui, sans aucun doute, appartiennent à des cellules différentes. Parfois la séparation est plus nette que dans notre FIG. **1**, et l'on distingue alors entre les deux cellules une ligne simple, bordée des deux côtés par un protoplasme granuleux et souvent strié.

Ce sont les cellules de la portion moyenne de l'organe segmentaire qui portent des prolongements; les dimensions et l'aspect de ceux-ci varient énormément.

Chez la *Clepsine complanata B*, ainsi que chez toutes les espèces, dont il sera question plus loin, les prolongements peuvent être au nombre de trois, un pour chaque canal.

Nous n'allons pas revenir sur ce détail du nombre, que nous avons exposé suffisamment dans notre mémoire précédent, chez la *Clepsine complanata A*, et plus haut dans l'aperçu anatomique.

Arrêtons-nous seulement à des particularités dont nous n'avons pas parlé jusqu'ici.

La FIG. **3** met sous les yeux du lecteur les dimensions considérables que peuvent acquérir les prolongements.

En même temps, ces proportions extraordinaires nous permettent de constater que la structure du protoplasme dans ces prolongements est exactement la même que dans le corps des cellules.

On constate de plus qu'il n'existe dans ces prolongements aucun indice de division en parties appartenant à chacune des cellules qu'ils unissent. Il y a donc communication directe entre les deux protoplasmes.

Des prolongements de moindre dimension sont représentés par la FIG. **6**, en *a*. Le canal $c^3$ est très étroit, quoiqu'il soit dessiné à un grossissement très fort. Le prolongement qui le contient est réduit au strict nécessaire pour mériter encore le nom de prolongement; mais l'indépendance du conduit est nettement indiquée par la petite ouverture ronde qui se trouve entre lui et la deuxième soudure des cellules.

Cette deuxième soudure, qui livre passage aux deux autres canaux,

$c^1$ et $c^2$, ne garde plus du tout le caractère ordinaire des prolongements. C'est un large espace, par lequel communiquent les deux cellules *A* et *B*; les deux canaux précités y passent de front.

Sans la profonde invagination de la partie de gauche et la « commissure » nette pour le petit canal, $c^3$, on ne se croirait pas sur la limite de deux cellules.

La position réciproque des trois prolongements, que nous a révélée l'examen d'une série de coupes, nous a semblé assez intéressante pour faire l'objet d'une série de figures. Elle ne peut s'élucider sur une seule coupe transversale, ni même sur des coupes longitudinales, à cause de la flexuosité des canaux. C'est pourquoi nous avons figuré la série entière des coupes transversales qui les contiennent.

La FIG. **7**, *A*, est la dernière partie d'une cellule contenant trois canaux, *a*, *b* et *c*. Le noyau de cette cellule se trouve dans une des coupes précédentes.

La FIG. **7**, *B*, a été dessinée sous un plus faible grossissement, ainsi que toutes les autres de *B* à *M*.

Dans *B*, les deux canaux, *b* et *c*, ont déjà quitté le corps de la cellule, et se sont engagés dans des prolongements qui, en apparence, cheminent parallèlement.

Dans *C*, le canal, *b*, descend brusquement, tandis que le canal, *c*, l'entoure en partie.

Jusqu'ici le canal, *a*, est encore retenu dans le corps de la cellule supérieure; mais la coupe, *D*, le montre aussi traversant un prolongement séparé. A côté de celui-ci on aperçoit les deux canaux, *b* et *c*, dont les prolongements se sont confondus.

Dans la coupe *E*, la réunion des trois prolongements s'est effectuée; toutes les coupes suivantes nous montrent les trois canaux indépendants suivant leur cours tortueux dans la masse cellulaire.

Les trois dernières coupes, *K*, *L*, *M*, affectent le noyau de la cellule; celui-ci se trouve à côté de la portion plasmatique qu'occupent les trois canaux.

Pour faciliter l'intelligence des rapports mutuels de ces prolongements des deux cellules voisines, nous avons cru utile d'en faire la reconstruction en perspective.

La FIG. **8** montre toutes ces coupes superposées et de profil. Les dimensions en largeur sont les mêmes que dans les FIG. **7**, *B*—*M*; l'épaisseur des coupes étant de 15 μ, nous leur avons donné une dimension calculée d'après le grossissement des figures.

Cette représentation en perspective ne manque pas d'intérêt. Cette méthode de reconstruction, si usitée en embryologie depuis quelques années, dissipe tous les doutes au sujet de l'existence des trois prolongements indépendants, provenant d'une cellule unique et se confondant avec la cellule suivante.

Rappelons que ce fait n'est point aussi facile à constater, que pourrait le croire celui qui n'est point livré à l'étude ardue des organes segmentaires.

Le lecteur se souviendra que nos coupes sont pratiquées dans des individus fixés et enrobés *en entier*, et dans lesquels, par conséquent, les éléments ont été maintenus en place.

L'usage du revolver porte-objectifs est d'un grand secours dans l'étude de l'ensemble des organes, mais il l'est surtout dans celle des rapports que nous venons d'indiquer; car ce n'est pas sans examiner et revoir un grand nombre de fois les mêmes coupes successives qu'on parvient à les saisir.

Les prolongements qui unissent les cellules se présentent de bonne heure. Lorsque les jeunes individus se détachent de l'individu-mère, auquel ils ont adhéré jusque là par leur ventouse postérieure, ils nous présentent déjà, dans divers endroits de leurs organes segmentaires, des prolongements bien développés. Témoin la FIG. **9**, dans laquelle la cellule, *A*, porte deux prolongements de dimensions assez considérables; la cellule, *B*, en présente également deux d'un côté, et un de l'autre.

Parfois dans ces jeunes individus elles semblent plus intimement unies et encore très rapprochées, de manière à livrer passage au canal, sans l'intermédiaire de prolongement sensible.

Ce détail est très marqué dans un autre organe segmentaire du même individu qui a donné la FIG. **9**; la FIG. **10** en fait foi. Ici toute une série de cellules sont accolées l'une à l'autre, sur une surface relativement très large. On voit, au point de contact, une membrane, représentée par une ligne très délicate, portant une quantité de granulations qui font saillie des deux côtés dans le corps de la cellule.

La cellule, *A*, est seule reliée à la précédente par un faible prolongement.

On remarquera dans la FIG. **10**, que l'intestin, *in*, sous lequel va se cacher le ruban segmentaire, est encore tout rempli de globules d'albumine, *alb* : preuve évidente de l'âge peu avancé de l'individu.

### 2° Le canal collecteur.

Au sujet de la *Nephelis vulgaris* et de la *Clepsine complanata A* nous avons dit que les trois canaux devaient nécessairement se réunir en quelque endroit, puisque le canal collecteur qui termine tout l'organe est toujours unique.

La conclusion était légitime, mais le fait ne s'était pas encore présenté dans nos préparations.

La *Clepsine complanata B* est venu combler cette lacune.

Dans la FIG. **11** nous représentons une *cellule-porte*, qui montre le point d'union de deux canaux.

C'est sous le noyau de la *cellule-porte* que la confluence a lieu.

Le canal collecteur n'a pas même la longueur de cette seule cellule, dans le cas de notre FIG. **11**; et cela se répète plusieurs fois dans les préparations du même individu.

Nous n'avons trouvé jusqu'ici que la confluence de deux canaux. Parfois il nous semblait entrevoir les traces du troisième canal à la partie supérieure de la cellule-porte; mais l'union des trois canaux nous resta cachée.

Puisque dans beaucoup de *cellules-porte* nous n'avons trouvé qu'un canal unique, FIG. **12** et **13**, par exemple, nous supposons que la confluence peut avoir lieu un peu plus haut; dans ce cas, le canal collecteur aurait tout à fait la disposition que nous avons mentionnée au sujet de la *Clepsine complanata* dans notre précédent mémoire.

Nous n'avons pas trouvé de petit noyau au bas de la *cellule-porte*, dans nos nouvelles préparations; il se peut donc que le cas rapporté précédemment soit exceptionel, ou bien qu'il soit propre à la *Clepsine complanata A*.

### 3° La vésicule urinaire.

Nous avons été très heureux de trouver dans le mémoire du professeur FR. VEJSDOVSKY l'assertion formelle de l'existence de cette vésicule dans toutes les espèces de *clepsines* qu'il a examinées.

La priorité de cette découverte lui appartient donc, et l'exactitude de ses observations se trouve d'autant mieux confirmée que les nôtres ont été faites d'une façon indépendante des siennes.

Le professeur de Prague cependant n'a pas traité, comme nous le faisons spécialement, de la constitution cytologique de la vésicule.

Nous reviendrons plus tard sur les quelques détails dont il fait mention et sur les figures qu'il donne.

Pour le moment, nous nous bornerons à appeler l'attention du lecteur sur notre FIG. **13**. Nous y avons marqué des détails qui nous permettent de lui donner une idée plus complète de la structure de cette cavité.

Elle est revêtue entièrement d'une couche épithéliale qui est en continuité avec l'épithélium cutané. Chez les adultes, ces cellules sont toutes plus ou moins allongées et dirigées la pointe en bas; chez les jeunes, leur forme est plus ronde, FIG. **12**.

Dans la partie supérieure de la vésicule nous rencontrons toujours la *cellule-porte*, *CP*, enchâssée entre les cellules épithéliales, et débouchant librement dans la cavité.

Le pore terminal, à la face ventrale, plus près de la ligne médiane que des bords du corps, est placé sur le milieu d'un anneau extérieur.

L'aspect d'un de ces pores, vu de face, est donné dans la FIG. **15**, *p*.

Mais un point plus important nous est révélé par l'étude comparée des FIG. **13** et **14**; la première représente une coupe longitudinale, la seconde une coupe transversale, toutes les deux passant en plein par la vésicule.

Or la FIG. **13** nous offre plusieurs sections de cellules musculaires, *m'*, placées près de la paroi de la vésicule. A la rigueur, ces fibres pourraient représenter la coupe d'un *sphincter* analogue à celui que nous avons décrit chez l'*Hirudo medicinalis*, quoique l'absence des sections correspondantes sur les deux côtés de la vésicule rende cette opinion moins probable.

Mais la question est définitivement tranchée, si l'on compare la FIG. **13** à la FIG. **14**.

Les fibres musculaires qui, dans la coupe verticale, FIG. **13**, *m'*, se présentaient en section transversale, se trouvent être des fibres musculaires droites, *m*, passant à côté de la vésicule, sans l'entourer. D'autres fibres musculaires se présentent maintenant en section, *m'*; mais elles ne constituent pas non plus un système complet, qui présiderait à des mouvements de dilatation et de contraction de la vésicule. Cela ressort de la FIG. **13** où ces fibres musculaires, qui devraient alors longer la cavité vésiculaire dans le sens vertical, font défaut.

Ceci nous viendra à point pour nos remarques finales.

### *b)* Clepsine bioculata.

#### 1° La glande.

##### A. *Description des cellules.*

*Le noyau.*

Nous avons constaté que les noyaux de la *Clepsine bioculata* possèdent un caryoplasme notablement moins dense que dans les autres espèces. Le réticulum est plus lâche, ainsi que l'attestent les fig. **16**, **20**.

Le nucléole, qui ne fait jamais défaut, s'est présenté parfois comme une boule creuse, fig. **16**, *B*, et vide.

*La membrane.*

La ténuité de la membrane est frappante dans la fig. **20**, *m*, où une disposition exceptionnelle du protoplasme périphérique permet de la voir en coupe.

*Le protoplasme.*

Le protoplasme, dans les organes segmentaires de la *Clepsine bioculata*, s'est présenté en plusieurs endroits sous un aspect bien différent de celui qu'il a généralement dans les autres espèces.

Dans la *Clepsine complanata A* et la *Clepsine complanata B*, nos figures le montrent foncé et trabéculisé, avec des granulations abondantes, qui souvent longent les trabécules.

Cet aspect se retrouve aussi, il est vrai, dans bien des cellules de la *Clepsine bioculata*, ainsi que le prouve la fig. **25**. La striation, dans cette figure, est des plus typiques, tant au sein de la cellule que le long de la membrane cellulaire et sur la paroi des canaux. Mais bon nombre de cellules présentent un facies tout différent : les fig. **21**, **22**, **23** et **24** en fournissent des exemples.

Dans la fig. **21** les trabécules fortes et verruqueuses se montrent sur la moitié seulement de la circonférence, tandis que l'autre moitié ne porte qu'une faible zone de granulations.

Tout l'espace entre cette zone et la paroi du canal, *c*, est occupé par un protoplasme très clair, *prc*, dans lequel on distingue immédiatement la portion rayonnée voisine de la paroi du canal, puis quelques trabécules

éparses, *tr*, allant de la périphérie au canal ou ne présentant que des tronçons plus ou moins orientés dans cette direction.

Les meilleurs objectifs aidés d'une bonne lumière, dont on change à volonté la direction et l'intensité, sans perdre de vue l'objet, sont nécessaires pour pénétrer plus avant dans sa structure.

Le diaphragme-iris et le condensateur Abbe rendent ici beaucoup de services.

Grâce à ces moyens, on voit apparaître une striation d'une délicatesse extrême. Son orientation est radiale par rapport au canal, comme celle des trabécules granuleuses, mais elle est plus régulière.

Impossible de rendre exactement l'aspect de ce réticulum. Les trabécules sont formées par des séries de granulations hyalines et en même temps si peu réfringentes que tout dessin leur donne une teinte trop noire. Néanmoins il est en relation directe avec les rayons plasmatiques, comme nous le dirons en traitant des canaux internes.

Les mêmes particularités sont représentées dans les cellules des FIG. **22**, **23**, **24**.

En certains endroits de ces cellules, on remarquera de petites portions de protoplasme qui conservent l'apparence ordinaire, *prf*, de la partie supérieure de la cellule *A* dans la FIG. **22**, et le prolongement entre les cellules *C* et *D* de la même figure; mais la striation fine prédomine dans tout le corps de la cellule.

La FIG. **20**, *tr*, possède une apparence particulière

Les trabécules, considérées séparément, ont une structure semblable à celle des fortes trabécules granuleuses qu'on rencontre si souvent à proximité de la membrane, mais on peut s'assurer qu'elles sont plus espacées; elles sont aussi sans liaisons entre elles.

Les granulations intermédiaires font défaut. En maniant alternativement la vis du microscope dans les deux sens, pour sonder la profondeur, on voit comme une forêt en miniature, ou bien une multitude de frêles colonnes, placées de distance en distance sans aucune régularité. Les vides apparents entre ces piliers microscopiques sont parfois assez grands; la FIG. **20** en présente une très volumineuse au milieu de la série des trabécules.

Le tout apparaît comme un échafaudage qui maintient la membrane à une certaine distance du protoplasme plus serré de l'intérieur.

Ailleurs nous rencontrons une disposition analogue. La cellule *A*, *sc*, de la FIG. **22**, et la cellule *B* ont aussi de ces cavités entre la

membrane et le protoplasme. Seulement, dans ce dernier cas, les cavités étaient remplies d'une substance finement granuleuse et non réticulée, et d'une couleur autre que le protoplasme voisin.

*Les canaux internes.*

Comme chez la *Clepsine complanata B*, nous retrouvons, à l'origine des canaux de la *Clepsine bioculata*, des lacunes et des ramuscules terminaux.

Les relations de ces lacunes avec le protoplasme environnant sont les mêmes que dans la précédente espèce; un coup d'œil sur la FIG. **17** peut nous en convaincre.

Notons seulement que, dans les individus qui nous ont servi de matériaux, les lacunes prédominaient et les ramifications sans lacunes étaient rares.

Le point exact où un canal prend son origine dans des lacunes anastomosées est représenté dans la FIG. **17**, cellule *A*.

C'est le premier et, par conséquent, le plus long des trois canaux qui vont se former.

Les FIG. **17**, **18** et **19** sont trois coupes consécutives dans les mêmes cellules *A*, *B* et *C*. Dans la FIG. **17**, *B* est reliée à la cellule précédente *A*, la première du corps segmentaire; dans la FIG. **19**, elle est reliée à la cellule *C*, par une communication très large, une espèce de prolongement, comme on le voit mieux encore dans la FIG. **18**.

Dans cette FIG. **18** il y a entre *B* et *C* deux commissures équivalentes aux prolongements déjà décrits : l'une donne passage au canal, *c*; l'autre met en relation les lacunes de la cellule *B* avec celles de la cellule *C*.

Remarquons que sur les trois coupes de la cellule *B* le protoplasme, dans la portion qui héberge le canal déjà nettement formé, *c*, ne présente pas de lacunes. Celles-ci sont toutes rejetées du côté opposé.

La paroi du canal, telle qu'elle s'est présentée dans quelques endroits de la *Clepsine bioculata*, mérite notre attention.

Examinons-la d'abord en coupe. La FIG. **20** va nous dévoiler des détails intéressants.

Le canal *c*, sur une partie du dessin, est exactement coupé longitudinalement. La paroi porte régulièrement de distance en distance des granules brillants comme des perles, *p*.

Vers l'intérieur du protoplasme, chaque granule porte une trabécule plasmatique, comme d'habitude.

En se servant de la vis micrométrique, on parvient aisément à se convaincre que ces granules sont les bouts des anneaux ou des spires qui forment comme la charpente de cette paroi.

En deux endroits le rasoir a laissé un lambeau de la paroi, l'un supérieur, l'autre inférieur par rapport à l'axe du canal; ce deuxième est indiqué par *f*. On y distingue des lignes à bords estompés, courant exactement d'un granule, *p*, situé d'un côté à un granule situé de l'autre côté.

Ces lignes sont régulières et ne présentent pas d'épaississements.

Le canal est donc entouré de cercles ou de spires d'une épaisseur uniforme, semblables à ceux des vaisseaux spiralés des plantes et des trachées des insectes.

Un autre détail assez intéressant se montre encore dans la FIG. **20**. C'est une lacune, *la*, semblable à celles des FIG. **2**, **17**, **18**, **19**, **28**, mais dont on voit la paroi de face, parce que la moitié supérieure est enlevée par le rasoir. Les côtes irrégulièrement transversales, *pl*, qu'on y remarque, nous paraissent être de simples soulèvements ou plis de la paroi. On constate qu'elles aboutissent constamment à un point saillant de la paroi de la lacune.

Cette paroi, en coupe, se montre granuleuse et de même nature que la paroi des canaux, à cette exception près, que le protoplasme ne prend pas à son voisinage la disposition régulière que nous avons décrite dans les canaux.

Nous ne voudrions pas affirmer que ces plis n'aient rien d'artificiel. Ils doivent peut-être leur origine à une faible contraction produite par le réactif *dans toute la masse* de la cellule; à l'état naturel, la face interne des lacunes pourrait donc être tout à fait lisse.

Maintenant il nous reste à examiner de plus près un détail curieux de la paroi de certains canaux.

A côté de canaux organisés comme nous l'avons décrit dans ce mémoire et dans le précédent, on en trouve dont la paroi semble chiffonnée et plus ou moins désorganisée dans sa structure interne.

Il ne faut pas perdre de vue que c'est toujours chez des individus fixés et coupés *en entier* que tous ces détails se sont présentés. La dissociation ou le tiraillement de l'extirpation n'y sont donc pour rien, et les cellules ne sont en aucune manière mécaniquement endommagées.

La FIG. **23** contient un long segment de canal, *c'*, présentant la particularité dont il s'agit, et se continuant dans la cellule, *C*, avec un tronçon normal. On y constate, dans la cellule *B* et *A*, la forme verruqueuse et

irrégulière du tube et l'aspect très différent de sa paroi; au lieu de stries circulaires parallèles, on ne distingue dans cette dernière qu'un fouillis de fibrilles pelotonnées sans ordre et mêlées de granules.

Dans la cellule *B*, au milieu du bord supérieur du canal, quelques points saillants de la paroi se dessinent, sur lesquels s'insèrent des trabécules sinueuses qui se perdent dans le protoplasme.

Dans la cellule *A* nous trouvons le bout du canal, $c^1$, très mal défini et comme échevelé.

La même FIG. **23** montre dans la cellule *A*, en $c^2$, un tronçon dans lequel on a de la peine à reconnaître un segment du canal.

Il est bien certain pourtant qu'il appartient au second canal, $c^2$; l'examen des coupes précédentes et suivantes le démontre.

Une portion plus méconnaissable encore se voit en *c*, dans la FIG. **24**. Dans ces deux derniers cas, la paroi du canal paraît profondément désorganisée; elle reprend l'aspect réticulé des protoplasmes non différentiés.

Nous n'avons pas de données sur la cause de ce dérangement de la paroi; nous signalons le fait; dans les remarques finales nous reviendrons sur cet aspect bizarre.

La conclusion qui s'en dégage pour le moment est que la paroi du canal n'est formée d'autres éléments que du réticulum plasmatique régularisé.

### B. *Rapports des cellules entre elles.*

Tout ce que nous avons établi pour la *Clepsine complanata A*, à la page 403, t. V de *la Cellule*, et dans ce mémoire même pour la *Clepsine complanata B*, sur les rapports des cellules segmentaires entre elles est vrai pour la *Clepsine bioculata*.

Complétons seulement ces données par quelques détails nouveaux.

Nous avons pu nous assurer ici que chaque canal ne communique qu'avec un seul système de lacunes ou de ramifications terminales.

Aussi dans la FIG. **17**, le canal *c*, qui passe de la cellule *B* dans la cellule *A*, se termine dans cette dernière, et le système de lacunes de la cellule *A* constitue l'origine de ce canal. Les lacunes de la cellule *B* appartiennent au système d'origine du deuxième canal de l'organe.

Ensuite, on constatera par l'examen des trois coupes qui se suivent, représentées par les FIG. **17**, **18**, **19**, que les rapports des cellules successives sont les mêmes, qu'il s'agisse du passage d'un canal ou du passage

d'un système de lacunes. Il se présente un prolongement (1) indépendant pour le canal, FIG. **17** et **19**, et un autre prolongement indépendant pour le système de lacunes, FIG. **18** et **19**.

Ces prolongements si nettement séparés pour chaque système indiquent clairement ce que l'observation directe nous avait appris, à savoir : qu'il existe trois systèmes de lacunes, indépendants l'un de l'autre, et donnant naissance à trois canaux qui, eux aussi, sont indépendants jusqu'au point où ils s'unissent pour former le canal collecteur.

La FIG. **25** indique que les prolongements peuvent prendre des dimensions considérables par rapport au corps de la cellule. Dans cette figure, une paire de canaux passe de front par un seul prolongement aux deux bouts de la figure. L'épaisseur de ces prolongements atteint presque celle de la cellule elle-même.

### 2° Le canal collecteur.

Chez la *Clepsine bioculata*, le canal collecteur, unique, semble prendre son origine à une assez grande distance de l'ouverture inférieure. Nous avons trouvé des coupes de cellules à canal simple entre les diverticules de l'intestin. Par l'examen de la série des coupes nous avons constaté que ces cellules-ci venaient *à la suite* des cellules à canal triple.

Mais cette en vain que nous avons cherché à suivre ce canal unique jusqu'à son extrémité inférieure. Nous n'avons donc pas la notion exacte de la longueur de ce canal collecteur.

Les cellules n'y diffèrent pas de celles des autres espèces.

### 3° La vésicule urinaire.

Nous ne sommes pas parvenu à dégager d'une manière complète et satisfaisante la vésicule urinaire de cette espèce.

Il est donc probable qu'elle y est encore plus réduite que dans l'espèce précédente.

Cette opinion est fondée, en outre, sur le fait que, dans les autres espèces de *Clepsines* et de *Hemiclepsis*, la profondeur de la vésicule ne

(1) Nous conservons le nom de *prolongement* chaque fois que, dans les *Clepsines* et les *Hemiclepsis*, il s'agit d'un passage d'une cellule à l'autre, même lorsque les cellules semblent se toucher, afin de maintenir l'uniformité dans les termes.

dépasse pas celle des sillons interannulaires. Or nous avons observé que les anneaux externes, et par conséquent leurs sillons, sont très peu prononcés dans l'espèce qui nous occupe.

Elle ne manque pas cependant, comme le prouvent quelques-unes de nos coupes qui en présentent une partie.

### *c*) Clepsine Carenae.

Cette charmante petite espèce de *Clepsine* (1) nous offre un organe segmentaire construit sur le même plan que les autres. Il est cependant notablement moins développé et est constitué par un petit nombre de cellules.

Certains détails cytologiques de ces organes nous ont paru dignes d'être cités.

#### 1° La glande.

##### A. *Description des cellules.*

*Le noyau.*

Les noyaux atteignent rarement la grosseur des noyaux de moyenne taille des espèces précédentes. On s'en convaincra aisément en comparant la fig. **26**, *A*, *B*, *C*, *D*, à la fig. **4** et **16**. Le plus gros noyau de la *Clepsine Carenae* que nous avons trouvé est représenté en *A*; il atteint à peine la moitié du noyau *A* de la *Clepsine bioculata* dans la fig. **16**.

Le caryoplasme des noyaux de la *Clepsine Carenae* est cependant plus dense que celui des noyaux de la *Clepsine bioculata*; il peut se comparer à celui de la *Clepsine complanata B*.

Le nucléole est toujours présent et ressemble à celui de toutes les autres espèces.

*Le protoplasme.*

L'aspect du protoplasme est généralement plus grossier. Les trabécules sont plus fortes et les granulations plus volumineuses, comme le montrent les fig. **27** et **28**.

Souvent, au sein du protoplasme, il se dessine autour des canaux des territoires d'aspect différent.

---

(1) Voyez : 1. Hyacinthe Carena. Monogr du genre *Hirudo*; Acad. royale, t. XXV, 1820, p. 303.
2. » » Supplément à la monogr. du genre *Hirudo*; ibid., 1823, p. 334.
3. Alf Moquin-Tandon Monogr de la famille des Hirudinées. 1827, p. 105

La cellule à deux canaux, représentée par la FIG. **27**, montre à quelque distance de chaque canal une limite plus ou moins nette, *li*, découpant dans le protoplasme une portion définie. L'orientation du protoplasme dans les deux portions est visiblement radiale autour du canal, tandis que le reste du protoplasme en dehors de ces territoires radiés est assez désordonné, et ne présente une striation nette et radiale que près de la membrane.

Cette division en portions d'aspect dissemblable est plus caractérisée encore dans la FIG. **28**. Le centre de la cellule est occupé par un protoplasme clair, analogue à celui dont nous avons parlé chez la *Clepsine bioculata*, FIG. **21-24**.

Au contraire, toute la périphérie de la cellule est pourvue d'un protoplasme dense et grossier, à trabécules plus ou moins radiales. La transition d'une partie à l'autre se fait brusquement, sans constituer cependant une ligne nette et continue.

Remarquons que cette cellule possède aussi deux noyaux, *n*, l'un dans la partie claire, l'autre dans la partie dense.

On se rappellera que dans les cellules à lacunes et à ramifications nous avons signalé ce même fait comme assez fréquent.

*Les canaux internes.*

Les canaux internes de la *Clepsine Carenae* prennent leur origine dans des lacunes beaucoup plus arrondies que celles des espèces précédentes. C'est à peine si dans notre FIG. **28** les lacunes, *la*, portent des prolongements effilés.

Il est fréquent de trouver des lacunes qui forment une rangée continue; c'était le cas dans la partie dense de la cellule reproduite dans la FIG. **28**.

Pour peu qu'on relève ou qu'on abaisse l'objectif, on les voit communiquer largement entre elles; on peut ainsi s'assurer qu'un canal bien arrondi, *c'*, prend son origine assez brusquement dans cette série de lacunes.

Il nous paraît inutile de prouver par des figures que, ici comme ailleurs, le nombre des canaux s'élève jusqu'à trois, et que chaque prolongement reliant une cellule à l'autre contient généralement un seul canal.

### 2° Le canal collecteur.

Le canal collecteur, comme l'indique la FIG. **29**, est entièrement semblable à celui de beaucoup d'autres espèces.

La *cellule-porte* n'est pas renflée à sa partie supérieure, mais elle est fusionnée avec la cellule précédente, de manière à constituer un tube uniforme sur une certaine longueur.

#### 3° La vésicule urinaire.

Nous avons indiqué dans la FIG. **29** les détails qui environnent cette vésicule.

La couche épithéliale, *ep*, n'est pas entourée de muscles qui lui servent de système de contraction; elle repose sur le tissu conjonctif, *tc*, qui remplit tous les interstices de la musculature de l'anneau.

Pour le reste, aucun détail marquant ne la distingue de celle des autres espèces.

### *d*) CLEPSINE HYALINA.

La *Clepsine hyalina* est facile à reconnaître par la coloration rouge cramoisi de son intestin et par la transparence vitreuse de tout son organisme (1).

Les organes segmentaires y sont bien caractérisés, et construits sur le même plan que chez toutes les autres *Clepsines*.

Indiquons seulement quelques particularités de cette espèce.

#### 1° La glande

Elle est très peu volumineuse et ne possède qu'un nombre restreint de cellules.

#### A. *Les cellules.*

*Le noyau.*

Il n'y a que la grosseur des noyaux qui mérite d'être mentionnée.

Elle varie beaucoup plus que dans la *Clepsine Carenae*. On trouve des noyaux, FIG. **30**, *A*, presque aussi gros que les plus gros noyaux de la *Clepsine bioculata* et de la *Clepsine complanata B*, et à côté de ceux-ci, dans des cellules de dimensions égales, d'autres noyaux plus petits que les plus faibles de la *Clepsine Carenae*, *p.e.*, FIG. **30**, *D*.

(1) ALF. MOQUIN TANDON. Monographie de la famille des hirudinées; 1827, p. 156.

*Le protoplasme.*

L'aspect et l'arrangement du protoplasme n'ont rien qui le distingue de celui des autres espèces.

Les cellules à protoplasme très clair et presque sans trabécules ni granulations visibles, dont nous avons parlé à propos de la *Clepsine bioculata*, sont très fréquentes dans nos préparations de *Clepsine hyalina*.

*Les canaux internes.*

Nous donnons dans la FIG. **31** deux cellules d'une *Clepsine hyalina*, prises dans l'organe segmentaire qui précède immédiatement l'ovaire.

La cellule *B* présente les ramifications terminales, *rt*, appartenant au canal, *c'*. Ce sont, comme on voit, des canalicules arborisés.

Le faible grossissement dont nous nous sommes servi suffira pour donner l'idée de la disposition des terminaisons. Pour plus de détails nous renvoyons à la description et à la figure que nous avons données dans le précédent mémoire au sujet de la *Clepsine complanata A*; elles conviennent en tout point à l'objet qui nous occupe.

La FIG. **32** montre le canal, $c^5$, confiné dans une portion de protoplasme limitée par une ligne sombre et granuleuse. Il arrive que chacun des canaux possède un compartiment circonscrit de cette manière.

## B. *Rapports des cellules.*

Les rapports des cellules sont les mêmes que dans les autres *Clepsines*.

Les canaux intracellulaires, ici comme ailleurs, sont au nombre de trois. Ils traversent isolément les trois prolongements qui relient les cellules entre elles.

### 2° Le canal collecteur.

Contrairement à ce nous avons constaté chez la *Clepsine complanata B*, où le canal collecteur est contenu en entier dans une *cellule-porte* relativement assez courte, la *Clepsine hyalina* nous présente un canal collecteur très développé.

La position de ce canal collecteur, *CC*, a été sommairement indiquée dans la FIG. **33**. Cette figure représente une partie de la coupe verticale traversant l'animal sur toute sa longueur. Le canal collecteur, *CC*, y est logé entre le deuxième et le troisième diverticule de l'intestin, *int.*

On constate facilement sur la figure que le canal remonte très haut entre les diverticules.

Deux ou trois noyaux seulement sont visibles sur le trajet mesuré depuis un endroit voisin de la face dorsale jusqu'à la vésicule urinaire *V*, c'est-à-dire jusqu'à la face ventrale.

Il se peut que ces noyaux, *n*, représentent autant de cellules; mais alors ces cellules sont si complétement fusionnées que ni le protoplasme, ni la membrane extérieure ne présentent le moindre indice de leurs limites. Le canal aussi est parfaitement régulier; aucune trace de segmentation ne rappelle les dilatations que nous avons signalées dans le canal collecteur de l'*Hirudo medicinalis* et l'*Aulastomum gulo*.

Nous laissons donc indécise la question de savoir si le canal collecteur est contenu ici dans une longue cellule-porte multinucléée, ou bien dans une série de cellules fusionnées entre elles et avec la cellule-porte proprement dite.

Le canal collecteur présente ici, comme dans la *Clepsine complanata B*, la particularité assez étrange de posséder un diamètre plus faible que celui des canaux de la masse glandulaire. C'est la disposition contraire qui s'observe dans l'immense majorité des organes de cette nature.

#### 3° La vésicule urinaire.

Les dimensions de la vésicule urinaire chez la *Clepsine hyalina*, FIG. **33**, *V*, sont aussi réduites que chez la *Clepsine complanata B*.

Elle consiste tout entière dans un récessus qui ne compte que peu de cellules en profondeur. Ces cellules sont, comme partout, allongées et dirigées vers le bas de la cavité.

Nous avons constaté une fois de plus que cette vésicule n'est pas munie d'un système de muscles propres, qui président à ses mouvements. Rappelons que nous avons démontré le même fait plus haut chez la *Clepsine complanata B*.

### *II. Hemiclepsis.*

#### *a*) HEMICLEPSIS TESSULATA.

Cette espèce, par sa forme, ses allures extérieures et plus encore par sa structure générale interne s'éloigne considérablement du type commun des *Clepsines*.

Nous nous rallions entièrement à l'opinion de Vejdovsky au sujet de la nécessité qu'il y a de séparer cette hirudinée du groupe des *Clepsines* proprement dites.

Cela n'empêche pas toutefois que ses organes segmentaires soient construits d'après le plan général de ces dernières.

Dans leurs détails néanmoins ils nous ont présenté quelques traits propres à cette espèce.

### 1° La glande

La glande est peu volumineuse. Dans la *Clepsine complanata A* et *B*, et la *Clepsine bioculata*, elle obstruait presque tous les espaces périviscéraux; ici ces espaces sont remplis d'un tissu conjonctif, au sein duquel est plongé l'organe segmentaire, FIG. **34**.

Cette même figure peut suffire pour nous convaincre de l'existence de ramifications terminales, et de la présence de cellules à canal unique, $S^1$, à deux et à trois canaux.

#### A. *Description des cellules.*

*Le noyau.*

Ces noyaux sont les plus petits de ceux que nous ayons rencontrés dans les organes segmentaires d'individus adultes; la FIG. **35** en donne trois exemples.

Leur structure est la même que dans les *Clepsines*.

*Le protoplasme.*

Dans des cellules où la section est transversale par rapport à l'axe du canal, comme à la FIG. **34**, $S^1$, le protoplasme se montre régulièrement rayonnant autour de la lumière; dans des sections longitudinales, il forme visiblement un réticulum dont les trabécules sont normales à la paroi du canal.

En général toutes les cellules possèdent un protoplasme très dense, il n'y en a pas à protoplasme clair, FIG. **34**.

La coloration à l'hématoxyline se fixe énergiquement sur la zone périphérique du protoplasme, qu'elle rend presque noire; de même, sur la partie qui avoisine le canal, tandis que la région moyenne est à peine teintée.

Ce sont donc les granulations de l'enchylème qui absorbent de préférence le colorant, car ce sont elles qui se trouvent accumulées près de la membrane et sur le pourtour du canal.

Au contraire, le réticulum intermédiaire ne présente que la coloration jaune de l'acide picrique, lorsque les préparations sont faites d'après la méthode de coloration double indiquée ci-dessus.

*Les canaux internes.*

Ils ne présentent aucun trait de structure bien saillant.

Leur origine est dans les ramifications terminales, dont la FIG. **34** montre un exemple en *S*.

Cette figure est peu détaillée par rapport à l'organe segmentaire; nous n'avons pas cru devoir y répéter les détails déjà décrits à plusieurs reprises chez d'autres espèces, avec l'aide de grossissements plus forts.

Nous avons préféré donner un dessin d'ensemble dans une coupe passant en plein dans l'organe segmentaire et les tissus environnants.

Remarquons que les cellules à ramifications terminales, *S*, sans être très nombreuses, occupent cependant une grande partie, si non la plus grande, de l'organe segmentaire; et que les cellules à canaux définitivement formés n'en constituent qu'une portion relativement faible.

C'est le contraire de ce qui a lieu dans les espèces précédentes. Là, la portion formée de cellules à trois canaux, et sans racines d'origine, est de beaucoup la plus longue; elle est formée par un grand nombre de cellules, tandis que la portion à racines terminales est constituée par un petit nombre de cellules seulement.

### B. *Rapports des cellules entre elles.*

Les cellules sont très rapprochées; leurs prolongements unissants doivent donc être très courts. A chaque prolongement correspond presque sans exception un seul des trois canaux.

#### 2° Le canal collecteur.

Ce canal est plus long que celui de la *Clepsine complanata B.*

Nous avons eu l'occasion de l'observer montant verticalement entre deux diverticules de l'intestin, jusqu'à moitié de la hauteur du corps de l'animal.

De même que chez la *Clepsine hyalina*, on ne peut décider s'il est contenu dans une longue cellule-porte multinucléée, ou bien s'il comprend plusieurs éléments entièrement fusionnés.

Le protoplasme dans sa paroi est disposé radialement autour de la lumière du canal, FIG. **36**, *CC*.

On rencontre beaucoup de coupes transversales successives du canal collecteur, présentant toujours cette striation radiale.

Nous avons eu sous les yeux aussi l'extrémité de la *cellule-porte*, se montrant de face au fond de la vésicule urinaire, et nous l'avons reproduite FIG. **37**, *CP*. La partie centrale, *CP*, n'est autre que la face libre de cette cellule portant au milieu l'orifice vésiculaire du canal segmentaire.

Les deux FIG. **36** et **37** font voir, une fois encore, que l'extrémité de la *cellule-porte* est comme enchâssée dans l'épithélium de la vésicule, *ep*.

On constate que cette portion extrême de la cellule-porte présente aussi la structure radiée; celle-ci se retrouve donc sur toute l'étendue de l'organe segmentaire.

Le cercle de cellules qui entourent l'orifice appartient à la paroi de la vésicule.

#### 3° La Vésicule urinaire.

Cette vésicule, dont les dimensions sont extrêmement faibles chez les différentes espèces de *Clepsines* que nous avons examinées, présente dans l'*Hemiclepsis tessulata* une capacité plus notable; on y voit même une petite dilatation près de la *cellule-porte*, FIG. **36**.

La cavité est tapissée par un épithélium dont les cellules ne nous ont pas paru allongées comme dans les espèces précédentes; elles sont aussi plus petites et semblables aux cellules épithéliales de l'épiderme, *ep*.

A l'orifice épidermique de la vésicule, la cuticule, *cu*, qui recouvre tout le corps s'amincit graduellement, et disparaît avant de pénétrer dans la cavité urinaire.

### *b*) HEMICLEPSIS MARGINATA.

Nous ne pouvons que confirmer, pour cette espèce comme pour la précédente, l'opinion de VEJDOVSKY. Ses caractères extérieurs, ainsi que son anatomie générale, l'éloignent des *Clepsines* proprement dites.

Toutefois, sur ces mêmes points, elle se différencie si nettement de l'*Hemiclepsis tessulata*, qu'il nous paraîtrait tout à fait juste qu'on lui imposât un autre nom générique que celui de *Hemiclepsis*. En attendant, nous nous servirons du nom sous lequel VEJDOVSKY nous l'a déterminée.

Ses organes segmentaires ressemblent dans leurs grandes lignes au type commun des *Clepsines* et de l'*Hemiclepsis tessulata*.

### 1° La Glande.

Il y a, dans la portion supérieure, des cellules à terminaisons ramifiées FIG. **39**, *rt*; elles ne se distinguent en rien des cellules que nous avons décrites et figurées pour la *Clepsine complanata*, *A* et *B*, et pour la *Clepsine hyalina*, à part le protoplasme, comme nous l'expliquerons plus loin.

Ceci n'empêche pas que VEJDOVSKY ait pu trouver des lacunes dans cette espèce; nous les avons constatées aussi, mais les terminaisons en ramuscules étaient beaucoup plus nombreuses dans les quelques individus que nous avons pu nous procurer.

A la suite de cette portion à ramifications vient la portion où les trois canaux sont distincts et cheminent indépendants l'un de l'autre, FIG. **40**, **41** et **42**.

Enfin la portion terminale inférieure qui ne contient qu'un seul canal, le canal collecteur, est très considérable, FIG. **43**.

#### A. *Description des cellules.*

*Le noyau.*

Pour la structure, les noyaux, FIG. **38**, *A* et *B*, sont semblables à ceux des autres espèces.

Quant à leurs dimensions, elles sont très uniformes et assez faibles; à peine atteignent-elles, dans les plus gros échantillons que nous ayons vus, les proportions des noyaux de moyenne taille de la *Clepsine complanata B*, FIG. **4**, et de la *Clepsine bioculata*, FIG. **16**.

*Le protoplasme.*

Nous n'avons pas trouvé ailleurs de protoplasme plus vigoureusement réticulé que dans les cellules segmentaires de cette espèce : témoins les FIG. **40** et **41**.

La radiation, à partir des canaux, est très prononcée et très régulière, comme l'attestent ces mêmes figures.

Au sein des cellules, le protoplasme est souvent divisé en territoires, dont les limites sont fortement accusées par des granulations et des tronçons de trabécules, FIG. **40** et **41**, *li*.

*Les canaux internes.*

La structure des parois des canaux ne présente rien de particulier; la vigueur de la striation est en proportion de la vigueur des trabécules plasmatiques.

Ces canaux sont encore au nombre de trois, $c^1$, $c^2$, $c^3$, et se réunissent ensemble en un seul canal collecteur, FIG. **43**, *CC*.

### B. *Rapports des cellules entre elles.*

Les prolongements qui relient les cellules entre elles sont très réduits en général, comme le prouvent les FIG. **40** et **41**; mais nous ne nions pas qu'on puisse en rencontrer de plus longs çà et là.

#### 2° Le canal collecteur.

L'origine du canal collecteur, c'est-à-dire l'endroit où les trois canaux finissent par se réunir en un seul, est placée bien loin de l'orifice inférieur.

La FIG. **43** permet au lecteur de juger de la différence de cette espèce avec les autres. Nous le prions de comparer la FIG. **33** appartenant à la *Clepsine hyalina*, et les FIG. **11** et **13** appartenant à la *Clepsine complanata B*, avec la FIG. **43** de l'*Hemiclepsis marginata*.

Toutes ces figures sont reproduites à un grossissement égal, ou peu s'en faut.

Dans la FIG. **43**, la largeur plus grande de la lumière saute aux yeux, ainsi que la force du réticulum.

La longueur surpasse de beaucoup celle du canal collecteur de la *Clepsine complanata B*, FIG. **11**; elle se rapproche de celle de la *Clepsine hyalina*, FIG. **33**, où le canal unique remonte également entre les diverticules de l'intestin jusque près de la face dorsale.

Dans l'*Hemiclepsis marginata*, la division du canal en cellules est indiquée par les élargissements infundibuliformes, *inf*, visibles dans les coupes longitudinales du canal. Ils sont comparables à ce que nous avons signalé dans le canal collecteur de l'*Hirudo medicinalis* et dans les canaux de la *Nephelis vulgaris*.

Ces indices nous portent à admettre que le canal collecteur est constitué par autant de cellules qu'il présente de noyaux, sans nous en donner toutefois la preuve absolue.

#### 3° La vésicule urinaire.

Cette vésicule est plus rudimentaire que la plus petite dans les espèces précédentes.

La FIG. **34** marque les détails qui entourent la partie inférieure de l'organe et sa vésicule.

Il ressort de cette figure qu'il n'existe pas un seul muscle qui puisse activer spécialement la vésicule, et lui mériter le nom de contractile.

Ici, comme partout, c'est une cavité tapissée d'un simple épithélium.

## *III. Haemopis vorax.*

### Aperçu anatomique.

L'organe segmentaire de l'*Haemopis vorax* possède une structure générale très semblable à celle que nous avons décrite chez l'*Hirudo medicinalis* et l'*Aulastomum gulo*. Mais dans ses détails il en diffère par plusieurs traits intéressants.

Sa forme, tout d'abord, est différente. Ce n'est plus une masse aussi compacte, une glande aussi ramassée que dans l'*Hirudo* et l'*Aulastomum*. Au contraire, il est plus ou moins déroulé, et serpente, en décrivant un grand nombre de sinuosités, entre les divers organes du corps, muscles, intestin, sinus sanguins, etc.

Sous ce rapport l'organe de l'*Haemopis vorax* se rapproche de celui de la *Nephelis vulgaris*; mais il s'en distingue par l'arrangement des cellules et des canaux, qui rappelle le type de l'*Hirudo medicinalis*.

### 1° La glande.

La partie terminale supérieure est formée de la même manière que chez l'*Hirudo*. Nous avons représenté son aspect dans la FIG. **3** du précédent mémoire.

La partie moyenne possède des détails particuliers.

Ce qui frappe immédiatement, c'est que, en quelque endroit de cette partie que traverse la coupe, on y rencontre la section d'une cellule contenant le canal principal, et entourée d'*une seule* assise de canaux latéraux; toutes les figures, que nous en donnons, en témoignent, FIG. **45**, **46**, **47**.

On remarque sans peine, dans la FIG. **45**, que le canal central *CC*, est tortueux. Le rasoir a enlevé l'anse qui reliait la partie du canal vue en coupe, *CC*, à droite dans l'îlot *A*, avec la partie de ce même canal vue à plat, *CC*, à gauche dans l'îlot *B*.

Autour de l'endroit que nous avons figuré ici, FIG. **45**, se trouvaient encore dans la même coupe plusieurs îlots de même aspect; preuve irrécusable du trajet sinueux du canal central.

Dans chacun de ces îlots pris dans la partie moyenne de l'organe, la cellule à canal central, *CC*, comme nous le disions, est constamment entourée d'*une seule* couche de cellules.

### A. *Description des cellules.*

Ces cellules-ci sont creusées d'un système de canaux qui rappelle le treillis de l'*Hirudo medicinalis* et de l'*Aulastomum gulo*. On y rencontre les terminaisons arborescentes, *rt*, FIG. **45**, *A* et *B*, ainsi que les communications d'une cellule à l'autre, *cl*, et les élargissements des canaux au niveau de passage.

Nous avons décrit tous ces détails en traitant de l'*Hirudo* et de l'*Aulastomum*.

Le treillis magnifique qui présente dans ces deux espèces plusieurs assises de cellules autour du canal central est bien moins élégant ici, puisqu'il est confiné dans une assise unique.

Les canaux du treillis peuvent acquérir des dimensions très grandes, FIG. **46**, *cl*. La lumière de ceux-ci surpasse en largeur la lumière du canal central, *CC*.

Mais il est facile de reconnaître ce dernier parmi tous les autres, même lorsque la largeur est moindre. Car le protoplasme de la cellule du canal central est toujours plus dense et plus strié que celui de n'importe quelle autre cellule.

Il n'y a donc pas moyen de confondre ces deux éléments dans les coupes. Dans la FIG. **48**, le canal *cl* et le canal *CC* sont nettement différenciés par ce caractère.

### B. *Rapports des cellules entre elles et avec les cellules de la paroi du canal collecteur.*

La membrane extérieure des cellules du canal central est fusionnée dans la membrane des cellules environnantes, partout où ces deux sortes de cellules se touchent, FIG. **45**, **46**, **47**.

Ce contact existe, presque sans exception, dans la portion supérieure de la partie moyenne de l'organe. La FIG. **45**, *A*, *B*, est prise dans cette région.

En descendant vers la partie inférieure, on voit l'aspect des cellules environnantes changer brusquement. Le protoplasme, dans la première partie, était très granuleux, FIG. **45**, *A*, *pr*; il devient tout à coup plus

homogène et plus dense contre la membrane cellulaire et autour des lumières des canaux latéraux, FIG. **46**, *pr.*

Les cellules environnantes dans cette partie sont beaucoup moins serrées, FIG. **46**; elles sont rangées comme celles de l'assise simple dans l'*Hirudo*, FIG. **4**, *A* et *B* du précédent mémoire.

Un autre détail fort intéressant est indiqué dans les FIG. **47** et **48**.

C'est le canal central, *CC*, dénué de cellules environnantes, avant d'avoir quitté définitivement le manchon. Cette disposition ne se présente pas chez l'*Hirudo* et l'*Aulastomum*. Là, les cellules n'abandonnent jamais le canal central, si ce n'est à la partie tout à fait inférieure.

Ici, au contraire, le canal central *CC* est tantôt dénudé d'un côté, FIG. **47**, en bas, tandis que les cellules à treillis restent encore attachées de l'autre côté et fusionnées avec la cellule pariétale du canal; tantôt la cellule du canal collecteur n'est pas du tout contiguë aux cellules qui l'environnent, FIG. **48**, *CC*.

### 2° Le canal central.

Le canal central présente les mêmes détails que nous avons indiqués antérieurement chez l'*Hirudo* et l'*Aulastomum*, à l'exception du plateau strié, que nous n'avons trouvé nulle part chez l'*Hæmopis vorax*.

### 3° La vésicule urinaire.

Passons immédiatement à la vésicule urinaire qui présente ici de curieux détails.

Ces détails existent aussi chez l'*Hirudo* et l'*Aulastomum*. Nous en avons parlé dans le précédent mémoire, mais sans les figurer d'une façon assez démonstrative.

La cavité vésiculaire, FIG. **49**, *V'*, est creusée en entier dans la couche musculaire externe et dans le tissu conjonctif qui lui succède vers l'intérieur.

Elle est formée d'une grande cavité *V'*, que nous avons trouvée béante dans toutes les préparations, et d'une cavité beaucoup plus petite, *V''*, que la FIG. **50** représente agrandie, pour en montrer les détails. Cette cavité-ci est souvent réduite à un simple canal.

Mais à la partie supérieure de cette petite cavité et autour d'elle (1),

(1) Dans la FIG. **11** du précédent mémoire, les cellules musculaires, *cm*, sont trop peu nombreuses, et ne s'étendent pas assez loin vers la partie inférieure de la vésicule.

nous rencontrons sur des coupes verticales de l'animal, un petit nombre de cellules musculaires très rapprochées les unes des autres, et placées sur les deux côtés de la cavité, FIG. **49**, *sph*, et FIG. **50**, *sph*.

Si, au lieu de couper l'animal verticalement, on le coupe à plat, on constate que ces cellules musculaires entourent complétement la cavité, FIG. **51**, *sph*. Elles forment donc un véritable *sphincter*.

Les trois figures **49**, **50** et **51** suffiront amplement pour prouver que c'est un système musculaire nettement séparé de tout ce qui l'environne et absolument propre à la vésicule.

Pour l'interprétation des détails contenus dans ces figures, nous renvoyons le lecteur à l'explication des planches, qui, après la description que nous avons faite de ces parties chez l'*Hirudo medicinalis*, nous dispense de donner plus de développement à ce chapitre.

## CHAPITRE II.

# REMARQUES CRITIQUES ET CONCLUSIONS.

### I. Remarques sur la structure des organes segmentaires des Clepsines et des Hemiclepsis.

#### A. *La terminaison supérieure.*

La portion supérieure des organes segmentaires contient, dans une série de cellules peu nombreuses, les origines des trois canaux.

Nos observations nombreuses confirment que chaque canal prend son origine indépendamment dans un système propre de ramuscules, ou de lacunes.

La séparation de ces systèmes est visible; les terminaisons d'un canal inférieur se trouvent, en effet, rejetées dans une portion du protoplasme distincte de celle qu'occupe le canal déjà formé dans une partie supérieure de l'organe; à preuve, les FIG. **17**, **18**, **19**; de plus les lacunes, FIG. **18** et **19**, passent par un prolongement séparé de celui qu'occupe le canal déjà bien constitué qui vient des cellules supérieures.

Les lacunes signalées dans plusieurs espèces sont une modification des ramifications canaliculées. Leur situation, la structure de leur paroi et l'absence de ramifications terminales dans certaines cellules le prouvent.

On peut se demander si ces lacunes sont des élargissements passagers, pulsatiles des canalicules, ou s'ils sont permanents. La dernière hypothèse paraît la plus plausible; mais, si la première était démontrée, elle serait intéressante au point de vue du mécanisme de la sécrétion ou plutôt de l'excrétion cellulaire.

### B. *La terminaison inférieure.*

Le canal collecteur est toujours unique à l'endroit où il débouche dans la vésicule. Il est le résultat de la confluence des trois canaux de la partie moyenne.

Cette confluence a lieu à des endroits divers selon les espèces : tantôt elle se fait tout près de l'embouchure terminale, comme dans la FIG. **11**; tantôt à une distance notable de ce point, comme dans la FIG. **43**.

### C. *Les relations des cellules dans la partie moyenne.*

Les cellules sont toujours unies par autant de prolongements qu'il y a de canaux à l'intérieur des cellules, à part des cas peu nombreux qu'il faut considérer comme exceptionnels.

Ces prolongements sont indépendants l'un de l'autre. Dans chacun d'eux la fusion des deux cellules communiquantes est complète, et nul détail de la membrane ou du protoplasme n'indique la limite des deux éléments.

### D. *Les territoires différentiés au sein du protoplasme.*

Nous avons vu que le protoplasme est souvent divisé par une ligne sombre et granuleuse, en autant de territoires qu'il y a de canaux dans la cellule. Qu'on se rappelle les FIG. **27**, **32**, **41**.

Il faut remarquer toutefois que ces limites n'existent pas toujours, et que, là où elles sont présentes, elles environnent parfois incomplétement les canaux, comme dans la FIG. **28**.

Jamais cette limite ne prend l'aspect d'une membrane bien constituée; c'est une zone de protoplasme où les trabécules sont désordonnées, et en même temps plus serrées qu'ailleurs.

### E. *La paroi des canaux.*

Il n'est pas douteux que la membrane des canaux soit, comme les membranes cellulaires, un produit de la différentiation du protoplasme; nous l'avons déjà montré dans notre premier mémoire. Car les rapports

intimes que l'on constate entre les trabécules du réticulum ordinaire et les stries de la paroi se remarquent déjà sur les canaux, et ce fait est de ceux qui permettent de regarder la membrane comme une couche de protoplasme à réticulum condensé et régularisé, comme l'enseigne CARNOY (1).

Mais ce fait devient plus évident encore pour nous, grâce à ces tronçons de canaux apparemment altérés, dont nous avons parlé en traitant des FIG. **23** et **24**. Les stries circulaires y paraissent revenues à l'état de protoplasme ordinaire.

### F. *Le revêtement interne des canaux.*

A l'intérieur des canaux nous avons signalé la présence d'un revêtement hyalin présentant un aspect très différent de celui des plateaux dans les canaux de l'*Aulastomum*. Les stries transversales font entièrement défaut.

L'épaisseur de la couche de revêtement n'est pas en raison directe de la largeur du canal. La FIG. **3** montre un canal à lumière large, et la couche y est très mince. Dans la FIG. **6** le canal $c^3$ présente, au contraire, une couche épaisse dans une lumière étroite.

En beaucoup d'endroits, cette zone fait entièrement défaut, comme le prouvent presque toutes les figures de ce mémoire.

Nous avons dit que cette couche est apparemment anhiste; ce n'est pas cependant que nous lui refusions absolument toute structure intime. Nous voulons dire simplement que les méthodes qui nous ont servi n'y décèlent aucune trace organisée. On peut donc se demander si cette couche représente un produit de sécrétion coagulé contre la paroi, ou bien une véritable membrane. Nous laissons indécise la question de la signification et de l'origine de cette couche.

### G. *La vésicule et les éléments qui l'entourent.*

Dans aucune espèce de *Clepsines* ou de *Hemiclepsis* il ne s'est présenté la moindre musculature propre à la vésicule; les FIG. **13**, **14**, **29**, **33**, **36**, **44** sont là pour attester que son épithélium est entouré de tissu conjonctif. Elle ne saurait donc être *contractile*.

Les muscles que contiennent toutes ces coupes, s'étendent dans les trois directions du corps; pas un seul n'entoure la cavité.

Cela n'empêche, toutefois, que l'on ne doive considérer ces éléments comme les véritables agents compresseurs des diverses vésicules segmen-

(1) J. B. CARNOY : *La biologie cellulaire*, p. 199, ss.

taires. C'est leur contraction qui donne au corps cette turgescence et cette dureté qu'on y observe quand l'animal se raccourcit; et la tension qui en résulte dans la trame de la peau doit avoir pour effet d'expulser par les pores interannulaires le contenu des vésicules.

### H. *Deux noyaux dans une cellule unique.*

La FIG. 5 montre ce cas exceptionnel.

Il est à remarquer que les deux noyaux, chaque fois qu'ils se présentent dans une seule cellule, sont toujours placés au même niveau, de manière qu'une coupe transversale de la cellule les affecte presque toujours en même temps tous les deux.

Jamais des coupes longitudinales de cellules segmentaires ne nous ont donné des cellules où des noyaux étaient éloignés du plan mené normalement au centre de la cellule.

Ils occupent donc tous les deux le plan central, et à ce titre on peut dire que l'un et l'autre sont au centre de la cellule. Leurs dimensions aussi sont à peu près équivalentes.

C'est une question difficile à trancher que celle de l'origine des noyaux multiples que l'on rencontre parfois dans les cellules segmentaires chez les *Clepsines*. M. NUSSBAUM les a déjà signalés chez la *Clepsine complanata*(1), comme nous l'avons remarqué dans notre premier mémoire.

On doit se demander si ces noyaux ont appartenu d'abord à des cellules uninucléées qui se sont plus tard fusionnées en une seule, ou bien s'ils résultent de la production d'une ou de plusieurs caryodiérèses au sein d'une cellule ordinaire dans laquelle la plasmodiérèse peut se faire longtemps après.

S'il se vérifiait que les cellules à plusieurs noyaux sont plus fréquentes dans les individus jeunes que chez les adultes, ainsi que le dit NUSSBAUM, on devrait regarder la seconde hypothèse comme la plus plausible; mais nous devons dire que nos observations ne confirment pas sur ce point celles du savant professeur.

On peut donc tout aussi bien admettre que la pluralité des noyaux dans les cellules de ces organes excréteurs est un fait à rapprocher de la présence fréquente de deux ou plusieurs noyaux dans les cellules du foie et de bien d'autres organes glandulaires, et qu'ils dérivent plutôt de la division du noyau d'une cellule ordinaire.

(1) M. NUSSBAUM : Recherches sur l'organogénie des Hirudinées; Arch. slaves de Biol, 1885.

## I. *La cavité autour du noyau.*

Un mot seulement concernant les idées de LEYDIG sur la » cavité libre autour du noyau. «

» Il va sans dire, écrit-il (1), que dans le protoplasme, là où gît le noyau, » une cavité doit être apprêtée pour le recevoir... Le cas se présente que la » cavité soit plus volumineuse que le noyau. «

Et ailleurs (2) : » En réunissant diverses observations particulières, » j'arrive à la conclusion que la cavité se forme *en premier lieu*, et que » *secondairement* le noyau *par manière de bourgeonnement* ENVAHIT cette » cavité. «

Voici le texte original : » Und unter Zusammenfassung der verschiedenen » hier nicht zu wiederholenden Einzelerfahrungen kam ich zu dem Schlusse, » dass die Höhlung es sei, welche zuerst gebildet werde und in diese hinein » als zweites der Kern nach Art einer Knospenbildung wuchere. «

Ces assertions, émises en 1883 et 1885, ont à peine besoin d'être réfutées aujourd'hui. Les travaux des cytologistes sont pleins d'observations démontrant que la membrane du noyau s'élabore après chaque cinèse dans la zone de protoplasme qui entoure l'élément nucléinien; la portion de cytoplasme ainsi séparée prend désormais le nom de caryoplasme. Il ne peut donc être question de la formation d'une cavité primitive, destinée à recevoir le noyau.

Dans bien des noyaux on peut constater la continuité des trabécules du caryoplasme avec celles du cytoplasme par l'intermédiaire de la membrane nucléaire. Les unes et les autres aboutissent à des points d'épaississement de cette dernière, comme on peut le voir dans mainte figure des mémoires de CARNOY (3) sur la cytodiérése, et de GILSON (4) sur la spermatogénèse et sur les glandes unicellulaires.

Nous avons eu bien souvent sous les yeux la cavité signalée par LEYDIG autour du noyau, et nous l'avons représentée dans la FIG. **23**, cellule *B*.

---

(1) FR. LEYDIG : Untersuchungen z. Anat. u. Histol., 1883, p. 60, sub titulo : Freier Raum um den Kern.

(2) FR. LEYDIG : Zelle und Gewebe, 1885, p. 21, 3. Kern., § 7, sub titulo : Höhlung um den Kern.

(3) J. B. CARNOY : La cytodiérèse chez les arthropodes ; *La Cellule*, t I, fasc. 2. — La cytodiérèse de l'œuf; ibid., t. III, fasc. 1.

(4) G. GILSON : Étude comparée de la spermatogénèse chez les arthropodes; *La Cellule*, t. I, fasc. 1. — Les glandes odorifères du *Blaps mortisaga* et de quelques autres espèces. Ibid., t. V, fasc. 1.

Il n'est pas douteux pour nous qu'elle ne soit due à l'action des réactifs coagulants, sublimé corrosif, liqueur de Gilson, etc., dont nous nous sommes servi pour fixer nos objets. Ces agents affectent sans doute le noyau, ou du moins certains noyaux, plus profondément que le protoplasme ambiant. Il en résulte parfois une rupture des trabécules qui unissent la membrane nucléaire au cytoplasme, et, par suite, la formation d'une cavité de rétraction purement artificielle.

### II. Remarques sur les observations antérieures.

A. Vejdovsky.

L'anatomie du système segmentaire a été élucidée en plusieurs points par Vejdovsky, mais ce savant n'a pas porté son attention sur la cytologie de l'organe. Rappelons aussi que ses recherches n'ont pas été faites à l'aide de coupes microtomiques, ainsi que l'auteur a bien voulu nous le communiquer par lettre.

Voici d'abord quelques-uns des points de son travail qui sont confirmés soit par nos premières recherches, soit par celles que nous avons entreprises depuis.

1° L'absence des membranes limitrophes (Grenzmembrane), aux endroits où les cellules se touchent, dans l'organe segmentaire des *Clepsines*.

2° La présence des lacunes terminales, mais seulement dans l'*Hemiclepsis marginata*.

3° L'absence d'un » recurrent-duct « dans les organes segmentaires en général.

4° L'absence d'un entonnoir cilié à l'origine de l'organe, dans la *Nephelis*, les *Clepsines* et les *Hemiclepsis* adultes.

5° La présence d'une vésicule à la base de l'organe segmentaire.

Voilà autant de points établis par M. Fr. Vejdovsky vers la fin de 1883.

D'autre part cependant l'avantage de la méthode des coupes nous a conduit à des résultats un peu différents des siens.

Parcourons le résumé qui se trouve à la fin de son mémoire, et complétons-le en le corrigeant, s'il y a lieu.

#### 1° La vésicule urinaire.

Vejdovsky en a signalé avec raison l'existence chez toutes les espèces examinées par lui. Mais nous devons faire remarquer que cette vésicule n'est pas pourvue d'une musculature propre, qui la rende contractile.

Vejdovsky décrit la paroi interne comme pourvue de cils raides et immobiles. Elle nous a paru, au contraire, dénuée de cils, mais formée seulement de cellules épithéliales allongées et pointues du côté de la cavité.

Chez l'*Hirudo medicinalis*, l'*Aulastomum gulo* et l'*Hæmopis vorax* nous avons trouvé, pour toute musculature propre à la vésicule, le *sphincter* à la partie inférieure.

### 2° Le canal collecteur.

La *Nephelis*, les *Clepsines* et les *Hemiclepsis* ont un canal collecteur *unique*, dans la paroi duquel Vejdovsky mentionne l'existence de noyaux. Ajoutons que les dilatations infondibuliformes chez quelques espèces prouvent sa nature intracellulaire, surtout quand on le compare au canal collecteur de l'*Hirudo*, dont Bourne (1) avait déjà démontré la véritable nature.

### 3° La portion moyenne de l'organe.

La fig. 11 du mémoire de Vejdovsky représente un organe segmentaire entier de l'*Hemiclepsis marginata*. A en juger d'après cette figure, une coupe transversale dans la portion qui ne possède pas de ramification, devrait présenter *trois* lumières juxtaposées. Cependant la figure et le texte prouvent clairement que, pour lui, comme pour Osc. Schultze et pour A. G. Bourne, ces *trois* lumières sont dues à *un canal unique* revenant sur lui-même.

La découverte de l'*indépendance* des *trois canaux* est le résultat de nos recherches personnelles.

### 4° La membrane contiguë à deux cellules consécutives.

La persistance de cette membrane chez la *Nephelis*, que Vejdovsky donne comme caractéristique, n'est cependant pas générale. Souvent cette membrane est peu visible, parfois nulle. Mais la distinction des cellules entre elles, dont parle Vejdovsky, est assez nette. Nous en avons indiqué la raison, qui est l'élargissement des canaux au niveau de passage.

Chez les *Clepsines* et les *Hemiclepsis* la membrane séparatrice disparaît complétement, comme dit l'auteur. Nous regrettons qu'il ne mentionne pas les prolongements dont Schultze parle déjà, quoique ce dernier n'admette qu'*un* prolongement, comme il n'admet qu'*un* canal.

(1) A. G. Bourne : Quat. journ of Micr. Sc, t. XXII, 1882

5° Les cellules à terminaisons

Le savant professeur de Prague nous semble trop prolonger la région des terminaisons.

La régularité avec laquelle un ou deux rameaux latéraux se répètent dans chaque cellule de cette région, à gauche et à droite du canal principal, est certainement schématique.

Il est vrai que les ramifications *terminales*, comme dit l'auteur, sont en nombre très grand et finissent dans le cytoplasme par des bouts effilés. Ces bouts cependant ne sont pas ouverts, ainsi que sa figure 14 permet de le soupçonner.

6° Les terminaisons en forme de lacunes.

Ce détail, indiqué pour la première fois par Vejdovsky dans l'*Hemiclepsis marginata*, n'est pas caractéristique pour une espèce; on le retrouve dans beaucoup d'autres.

7° L'absence de cils vibratils.

Cette absence avait été constatée par Leydig en 1865 (1) chez l'*Hirudo medicinalis* et l'*Aulastomum*. Vejdovsky l'affirme pour la *Nephelis*, les *Clepsines* et les *Hemiclepsis*, ce qui est tout à fait en harmonie avec nos observations.

8° L'absence d'entonnoir.

Dans toutes les hirudinées examinées, Vejdovsky proclame n'avoir jamais trouvé d'entonnoir à l'origine des organes segmentaires.

Une note, insérée à la page 48 de son mémoire, permet d'admettre que ces entonnoirs existent et fonctionnent peut-être dans l'âge embryonnaire.

Cette réserve du professeur de Prague s'explique aisément, en présence des affirmations catégoriques des auteurs tels que Leydig, Gegenbaur, Withmann, Hoffmann, Lang, Bourne, Schultze, Nussbaum, qui décrivent ou figurent les entonnoirs.

Notre prochain mémoire sera consacré à l'étude des productions qui ont été regardées comme analogues aux entonnoirs des chétopodes. Dans l'état actuel de nos recherches nous sommes de l'avis de Vejsdovsky quant à l'absence d'entonnoir; seulement nous ne restreignons pas cette absence à l'âge postembryonnaire.

(1) Fr Leydig : *Phreoryctes*. Arch f. mikr. Anat, 1865.

B. LEYDIG.

Dans notre mémoire précédent(1), nous avons dit un mot d'une figure donnée par LEYDIG en 1857.

Le Professeur de Wurzbourg réclame à ce sujet, dans un article qui a paru le 15 août 1890(2).

Nous avons répondu brièvement dans la même Revue(3) aux critiques assez peu courtoises du savant professeur; on nous permettra d'entrer dans quelques détails, car nous traitons ex professo dans ce mémoire de l'*Haemopis vorax*, et la figure en litige de 1857 provient également de l'*Haemopis*. Nous avons copié cette figure aussi fidèlement que possible sur notre PL. III, FIG. **52**.

LEYDIG entend prouver que la figure 304 (4) de son traité de 1857 donne une idée exacte de la structure de l'*organe* segmentaire de l'*Aulastomum* (Haemopis). Dans cette figure, le *canal central* est placé *à l'intérieur des cellules*, dit-il, et, pour prouver cette assertion, il fait appel à un autre ouvrage daté de 1849 (5).

Le Professeur nous permettra de distinguer deux périodes dans ses publications sur l'organe segmentaire de l'*Aulastomum* (Haemopis).

La première période comprend principalement son mémoire sur la *Piscicola*, de 1849, et le manuel d'histologie de 1857, avec la figure 304.

La deuxième embrasse surtout les deux publications *Untersuchungen* etc., de 1883, et *Zelle und Gewebe* de 1885, ainsi que l'article du 15 août 1890, *Intrazelluläre und interzelluläre Gänge*.

### *a*) PREMIÈRE PÉRIODE.

Les connaissances de LEYDIG sur la structure de l'organe segmentaire durant cette période, telles qu'elles sont exprimées dans l'article du *Biol. Cent.*, se réduiraient à ceci :

1° Quiconque jetterait un coup d'œil sur son mémoire de 1849, serait persuadé qu'il y a décrit les canaux segmentaires comme *intracellulaires*;

(1) « La Cellule », t. V, p. 370 et 408.

(2) Biologisches Centralblat. Intrazelluläre und Interzelluläre Gänge.

(3) » Intrazelluläre Gänge, n° 21 du 1 dec., 1890.

(4) FR. LEYDIG : Histologie des Menschen u. d. Thiere, 1857. — *Remarque*. Dans la 1re édition allemande les numéros d'ordre des figures sont complétement en désordre. Entre 200 et 215, nous trouvons une figure portant **163**; deux autres, quoique très différentes, portent également **210**; une autre encore porte **304**. C'est celle-ci qui nous occupe. Elle se trouve à la page 393. Nous lui conservons définitivement le n° 304 qu'elle porte à cet endroit.

(5) FR. LEYDIG : *Piscicola*. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1849

2° Dans la figure 304 de son Histologie de 1857, l'auteur donnerait une idée très nette de la structure de l'*organe*.

3° Il placerait le canal central *à l'intérieur des cellules*.

Telle est l'opinion de l'auteur lui-même. Mais la manière dont il s'exprime dans le *Biol. Centr.*, pourrait induire en erreur. En parlant de cette figure 304, il dit » que Bolsius est d'avis qu'elle donne une idée exacte de » la structure de l'organe *parceque, là-même, le canal est placé à l'intérieur des cellules*. « C'est nous qui soulignons.

Voici notre texte : » Sa figure 208 (304 de l'éd. allemande) donne une » très bonne idée de la structure du *canal central* de l'*Haemopis*. » On le voit, il n'y a pas un mot dans *notre* remarque ni sur la structure de l'organe, ni sur la position du canal central à l'intérieur des cellules.

En comparant la phrase de M. Leydig à la nôtre, le lecteur constatera aisément les deux points suivants : 1° La première partie » .... Bolsius est d'avis qu'elle (la figure 304) donne une idée exacte de la structure de l'*organe* .... « n'est nullement exacte : nous avons parlé du *canal central*, et non de l'organe. 2° La deuxième partie : » *parceque, là-même, le canal central est placé à l'intérieur des cellules*, « est une addition pure et simple due à la plume du professeur de Wurzbourg. Notre texte a donc été tout à fait altéré et changé.

Après cela, libre à Leydig de nous proclamer » un auteur-novice « (ein angehender Autor) qui fait » des remarques prétentieuses «, (naseweise Bemerkungen); du moins nous n'avons pas faussé son texte.

## I.

Entrons plus avant dans notre sujet.

Est-il vrai que la figure 304 donne une bonne idée de la structure de l'*organe*?

Remarquons d'abord que l'endroit précis où a été pris le lambeau d'organe segmentaire de la figure 304, n'est indiqué ni dans le texte, ni dans la légende qui l'accompagne.

Est-ce un morceau de la portion supérieure, de la portion moyenne, de la portion inférieure de l'organe?....

Le lecteur aurait espéré trouver une indication à ce sujet à la page 392, où il est dit : » Sehr häufig indessen nimmt der Abschnitt des Kanales, » welcher sich der Ausmündung an der Körperoberfläche nähert, eine an- » dere Beschaffenheit an, indem seine Wände beträchtlich dick werde und » ein drüsiges Ansehen gewinnen (Regenwurm, z. B.) «.

Malheureusement l'auteur, au lieu de renvoyer à la figure 304, cite comme exemple le verre de terre (*Regenwurm*).

Pour nous, qui avons passé en revue des centaines de préparations de l'organe segmentaire de l'*Hæmopis vorax*, nous croyons que la figure 304 de Leydig à trait à la portion inférieure.

En outre, dans la phrase citée, l'auteur lui-même déclare que la portion inférieure prend *une autre structure* « eine andere Beschaffenheit » que les autres portions de l'organe. Comment peut-il prétendre, par conséquent, que la figure 304 donne une idée assez exacte de la *structure de l'organe* tout entier, puisque, de son avis, l'organe a des structures diverses suivant le point que l'on considère?

II.

Nous avons supposé que la figure 304 représente la portion inférieure de l'organe.

L'examen de la figure elle-même va nous convaincre de l'exactitude de cette interprétation.

Dans la portion *supérieure*, il y a, de l'avis de Leydig, une formation labyrinthiforme de canaux.

Voici ses propres paroles : » Nehmen wir auf die Morphologie dieses » Systemes im Allgemeinen Rücksicht, so besteht es aus Röhren, die häufig » vielfach verzweigt sind, oder auch vielfach gewunden; bei Hirudineen » kommt selbst (nach Gegenbaur) durch die Communication der nebenein- » ander laufende Kanäle eine labyrinthförmige Bildung zu Stande (1) «.

Dans la figure 304 il s'agit d'une hirudinée; mais cette figure ne présente qu'un *seul canal*; elle n'appartient donc pas à la portion *supérieure*.

Elle ne se rapporte pas davantage à la portion *moyenne*, car alors la paroi devrait être mince et transparente comme le cristal. » Die Strecken » des Wasserkanales, welche blos aus der homogene Haut und höchstens den » zarten Wimperepithel bestehen, erscheinen dünnwändig und glashell. » Et cet aspect se maintient jusque près de la surface du corps. Il n'y a que » der Abschnitt, welcher sich der Ausmündung an der Körperoberfläche » nähert » qui prend une autre structure.

Il ne reste donc que la portion inférieure; et c'est à celle-ci, en effet, que la description s'applique le mieux, « indem seine Wände beträchtlich » dick werden und ein drüsiges Ausehen gewinnen. «

(1) F. Leydig : Histologie. p 391.

D'après la figure, l'auteur n'est donc en droit que de parler de la structure de la portion *inférieure* de l'organe et non de l'*organe* en entier.

Reste à décider s'il est juste de dire que la figure donne une très bonne idée de la structure de cette portion *inférieure*, prise dans son ensemble.

## III.

Parcourons à cet effet les parties constituantes de la portion en litige.

Il y a 1°) les cellules avec : *a)* leur noyau, *b)* leur protoplasme, *c)* leur membrane; et 2°) le canal central avec sa paroi.

### 1° Les cellules.

*a) Leur noyau.*

Dans la figure de Leydig les noyaux ne portent aucune trace d'organisation : rien qu'un petit cercle à l'intérieur des noyaux; il représente le » Kernkörperchen, « le nucléole.

Il est vrai que, depuis lors (1857), le Professeur a publié bien des choses sur la constitution du noyau. Mais tout cela est *postérieur* à la date de la figure. Pour le moment, nous avons à examiner si Leydig avait *alors (damals)* figuré exactement l'organe de l'*Hæmopis* avec tous ses détails.

*b) Leur protoplasme.*

Il y a, dans la figure de Leydig, un pointillé indiquant le protoplasme. Si les rosaces et les cercles de points représentent la partie du contenu cellulaire que l'auteur a désigné *plus tard* sous le nom de » Spongioplasma «, nous n'hésitons pas à affirmer que sa figure est fautive, car, jamais, le réticulum plasmatique ne s'est présenté à nous sous cette forme.

Si, au contraire, cet arrangement de points n'a d'autre but que de représenter l'aspect plus ou moins granuleux du protoplasme, ce que nous sommes assez porté à croire, alors sa figure est également loin de donner une idée exacte de l'objet qu'elle représente.

*c) Leur membrane.*

Sur les contours des cellules la membrane est représentée par une ligne continue et partout d'égale grosseur; elle serait donc homogène. Or il n'en est pas ainsi. La membrane porte une quantité de points d'épaississement et faisant saillie dans le protoplasme. La figure ne donne donc pas non plus une idée exacte de ce détail.

2° Le canal central.

Examinons la *position* et la structure de sa paroi.

*a) La position du canal central.*

Leydig prétend que cette position est très exacte dans la figure 304, » indem ja daselbst der centrale Kanale ins Innere der Zellen verlegt sei (1). «

Il s'agit toujours de ce qui était représenté en 1857 et de ce qui était donné dans le texte *de ce temps-là*.

Remarquons tout d'abord que ni le texte ni la légende ne donnent une explication formelle de la figure. Néanmoins, Leydig en appelle à cette figure comme donnant *une idée exacte de la structure de l'organe*.

Eh bien! examinons-la.

1° A l'extrémité du lambeau dirigée en bas dans notre reproduction fig. **52**, apparaît une ligne bien nette allant exactement de la lumière du canal à la surface du manchon qui l'entoure. On ne peut y voir autre chose qu'une limite de cellule, c'est-à-dire *une membrane*.

Il en résulte nécessairement que, dans la figure de 1857, il y a des cellules *juxtaposées sur le pourtour* de la lumière du canal; celui-ci est donc *intercellulaire* et non intracellulaire.

2° En outre, il existe une seconde ligne oblique, passant au-dessus du canal, et aboutissant au-dessus de la lumière du canal, à la ligne transversale qui distingue deux anneaux cellulaires consécutifs.

Évidemment, c'est encore une membrane.

Que faut-il en conclure? Que sur le point d'intersection de la ligne oblique et de la ligne transversale il y a *pour le moins trois* cellules concourant pour former le tissu de revêtement du canal; que, par conséquent, le canal est entouré d'une espèce d'épithélium, en d'autres termes, que ce canal est *intercellulaire*, et non-intracellulaire.

Passons à l'extrémité opposée de la figure; elle est aussi très instructive.

Nous y distinguons *deux* noyaux à l'intérieur d'un seul territoire cellulaire.

Rappelons un passage de l'auteur (2), en 1849, sur les organes segmentaires de l'*Aulastomum* (Haemopis) :

» Diese Zellen sind theilweise verwachsen, und bilden dadurch Stränge » innerhalb welche die respiratorische Gefässe verlaufen. «

(1) F Leydig : Biol. Centr., 15 août 1890, l. c.

(2) F. Leydig : *Piscicola*. Zeitschr. f. wiss. zool., 1849.

Leydig affirme donc que les cellules de l'organe sont « theilweise verwachsen ». A l'autre bout nous avons trouvé *deux cellules* juxtaposées; ici nous voyons *deux noyaux*, apparemment dans *une cellule*, mais qui en réalité appartiennent à deux cellules « theilweise verwachsen. » Ainsi, ici encore, le canal est entouré par *deux* cellules : il est donc *intercellulaire*. Aussi, d'après Leydig, circule-t-il visiblement « innerhalb der Stränge. »

La description de la structure plus intime de l'organe nous fera mieux juger encore si, d'après Leydig, en 1857, le canal est *intracellulaire* ou *intercellulaire*.

Voici la description de 1857 :

A la page 392, § 359, de l'Histologie, il est dit :

« Der feinere Bau des Apparates ist folgender. Eine helle Haut (Tunica « propria) bildet wie bei anderen Organen das Gestell des Kanalsystemes. « Sie ist entweder ganz homogen oder hat (bei Synapta digitata, z. B.) « Kernrudimente ». Puis il y a un passage qui traite des organes terminaux ciliés, qui ne fait rien à notre question. Ensuite il continue : « Die Strecken « des Wasserkanales, welche blos aus der homogenen Haut und noch höch- « stens dem zarten Wimperepithel bestehen, erscheinen dünnwändig und « glashell. Sehr häufig indessen nimmt der Abschnitt des Kanales, welcher « sich der Ausmündung an der Körperoberfläche nähert, eine andere Be- « schaffenheit an, indem seine Wände beträchtlich dick werden und ein drü- « siges Ansehen gewinnen (Regenwurm, z. B.). Die Dickezunahme kommt « auf Rechnung von grossen Zellen, welche das Lumen begrenzen, so dass « demnach die Membrane der Zellen die Wand des Kanales formt ». (1)

Nous pouvons résumer cette citation dans les propositions suivantes :

1° La charpente dans le système canaliculaire est constituée par une « tunica propria », une pellicule claire (helle Haut), comme dans d'autres tissus.

2° Cette pellicule est homogène, ou elle porte des noyaux rudimentaires; exemple : *Synapta digitata*.

3° La constitution de la paroi du canal aquifère par cette simple pellicule homogène, mince et claire peut se maintenir sur presque toute la longueur du canal.

4° Souvent la partie inférieure du canal prend une autre manière d'être, une autre constitution (eine andere Beschaffenheit).

(1) On voudra bien nous pardonner ces longues citations; nous avons voulu que le lecteur puisse contrôler notre interprétation. Il est parfois peu aisé de saisir la pensée d'un auteur dont les descriptions portent à la fois sur des objets très disparates

5° Cette nouvelle constitution (Beschaffenheit) vient de ce que les parois du canal s'épaississent considérablement et *acquièrent un aspect glandulaire* (..... ein drüsiges Ansehen *gewinnen*).

6° La membrane des cellules, auxquelles est dû cet épaississement et qui *limitent* la lumière, *forme la paroi du canal.*

Examinons si la description formulée dans ces propositions est exactement conforme à ce que les recherches de Bourne, de Lang, d'Osc. Schultze et les nôtres ont fait connaître de l'organe segmentaire, et si, par conséquent, le professeur Leydig est en droit de dire qu'il en avait une idée exacte dès 1857, voire même déjà en 1849.

On peut en douter d'après l'énoncé des trois premières propositions.

En effet, il n'y est question que de » membrane mince et transparente «, tandis que l'organe segmentaire est au contraire une production massive, formée de cellules à protoplasme riche, granuleux, sillonné par des canalicules.

Dans la région supérieure et moyenne Leydig ne décrit autre chose que « eine helle Haut » et « höchstens das zarte Wimperepithel » (une pellicule claire, et tout au plus l'épithélium vibratil) (1). Il ne parle pas de cellules glandulaires, qui pourtant représentent l'élément constitutif de l'organe.

Nous pouvons ajouter que les noyaux des cellules conjonctives qui entourent l'organe sont loin d'être des « Kernrudimente ».

Quant à la quatrième proposition, Leydig affirme que la portion *inférieure* du canal prend une *autre* manière d'être (eine *andere* Beschaffenheit).

Il explique lui-même sa pensée. La portion *inférieure*, dit-il, a une paroi plus épaisse, et la manière d'être devient *autre*, *parce que* la paroi *acquiert* un aspect *glandulaire* « (*indem* seine Wände..... ein *drüsiges* Ansehen *gewinnen*).

Il est donc certain que, d'après Leydig, la portion *moyenne* et la porportion *supérieure* ne possèdent pas l'aspect glandulaire.

Or il est reconnu de nos jours que l'organe est manifestement glandulaire dans toute son étendue.

Ensuite, Leydig écrit ce qui suit : « Die Dickezunahme kommt auf « Rechnung von grossen *Zellen*, welche das Lumen *begrenzen*, *so dass* « *demnach die Membrane der Zellen die Wand des Kanales formt.* »

(1) Leydig à trouvé que même cet épithélium vibratil n'existe pas dans l'organe de l'*Haemopis!* Voyez : Arch. f. mikr. Anat., 1865. *Phreoryctes.* § Schleifenkanäle, p. 286, ss.

Et la légende de la figure porte : « *b. Die Zellen* welche dasselben (das Lumen) *umgeben*.

Toutes ces expressions : Des cellules qui *limitent*, « begrenzen », ou qui *entourent*, « *umgeben* », une lumière de canal, *de manière à ce que par conséquent*, « *so dass demnach* », la *membrane des cellules* forme la paroi du canal, toutes ces expressions, disons-nous, qui pourrait les appliquer à un canal *intracellulaire*? Tout le monde, au contraire, trouvera que l'auteur a voulu décrire uniquement un canal *intercellulaire*.

*b*) *La structure de la paroi du canal central.*

La remarque que nous avons faite dans notre mémoire précédent portait uniquement sur la structure *de la paroi du canal central*.

« La nature *intracellulaire* des cavités, écrivions-nous, ne paraît pas « avoir été connue par lui (Leydig), pas plus que l'existence des ramuscules « d'origine. Mais la figure 208 (fig. 304, éd. allemande) donne une très « bonne idée de la structure du canal central de l'*Haemopis*. »

Nous avons voulu indiquer que la striation de la figure, marquée par des séries transversales de granules, représente assez bien l'aspect naturel de la paroi. Loin de concéder que Leydig avait une connaissance exacte de l'*organe*, nous avons affirmé justement le contraire.

## IV.

Un mot encore sur une citation tirée du mémoire de 1849, donnée par Leydig dans le *Biol. Cent.* du 15 août, p. 394.

La voici : « Die schleifenförmige Organen bestehen aus grossen Zellen « jede mit bläschenförmigen Kern und einen Kernkörperchen. Diese Zellen « sind theilweise verwachsen und bilden dadurch Strängen, innerhalb wel- « cher (also der verwachsenen Zellen) die respiratorische Gefässe verlaufen. »

Leydig déclare que cette phrase fournit à elle seule la preuve irrécusable qu'*alors* déjà il avait des idées exactes sur la *nature intracellulaire* des canaux.

Malheureusement *la parenthèse* » (also der verwachsenen Zellen) « *n'existe pas dans l'original!* Elle a été ajoutée par Leydig, après coup, dans son article du 15 août 1890!

D'ailleurs, les règles les plus élémentaires de la grammaire exigent que le relatif » welcher « se rapporte à son antécédent immédiat, » Stränge «, et non à » verwachsenen Zellen. «

L'auteur n'a pas même été très heureux dans l'interpolation de son propre texte.

*b*) Deuxième période.

La description que Leydig a faite de l'organe segmentaire pendant la première période est donc entachée d'erreurs.

L'auteur lui-même l'a senti. En effet, dans l'article du 15 août 1890, il nous reproche d'avoir passé sous silence ses publications subséquentes, surtout celles de 1883 et de 1885.

Dans la première : *Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere* (1), le Professeur a recueilli toutes les données principales de cette période, et c'est à elle qu'il nous renvoie. La seconde : *Zelle und Gewebe* (2) est citée par lui dans le même article, » zum Ueberflüsse, « dit-il (3).

Nous allons faire connaître les passages indiqués par Leydig ; ensuite, nous les discuterons.

I.

Reproduisons d'abord les idées de Leydig, concernant soit les détails de l'organe segmentaire de l'*Aulastomum* » (*Haemopis*) «, soit la constitution générale des cellules et des tissus.

Nous pouvons les exprimer sous forme de propositions.

1. Les cellules au jeune âge sont dépourvues d'une enveloppe membraneuse. Plus tard, il se forme un revêtement cuticulaire (eine häutige Umkleidung) par le durcissement de la couche corticale (Rindeschicht). — Untersuch. II. Absch. I. Zum Bau der Zellen, p. 45 ; aussi dans Zelle und Gewebe, p. 12, § 4, al. 3 ; comparez aussi Histologie, 1857, § 7.

2. Il se présente des stries rayonnantes tant dans l'écorce (die Rinde) que dans toute la substance cellulaire. C'est l'ovaire d'une jeune grenouille, dit-il, qui m'a présenté cette structure. — Unters., ibid., p. 46.

3. Parmi les cellules sans membranes (membranlosen Zellen), il faut compter les grandes cellules de l'organe segmentaire de l'*Aulastomum*. — Ibid., p. 75, § 40, n° 2.

4. L'écorce (die Rinde) du protoplasme des grandes cellules de l'organe segmentaire de l'*Aulastomum* est criblée de petits trous (feine Löcherchen). Ces trous donnent accès aux interstices du réseau de la substance cellulaire. — Ibid., p. 75, § 40, n° 2.

(1) Fr. Leydig : Untersuch. zur Anat. und Histol. der Thiere, Bonn, 1883.
(2) » Zelle und Gewebe, Bonn, 1885.
(3) » Biol. Centr., l. c., p. 394.

Avant d'aller plus loin, remarquons que les idées de Leydig ont changé tant soit peu depuis 1849 et 1857.

En 1849 et 1857, les *cellules* de l'organe possédaient une *membrane*; en 1883 et 1890 elles en sont dépourvues.

Aujourd'hui les *cellules* sont *trouées* à leur surface.

La » *tunica propria* « qui, en 1857, constituait la *charpente* du système canaliculaire, n'est plus mentionnée en 1883.

Il n'est plus question non plus de la *différence de nature* (eine andere Beschaffenheit) de la partie terminale, comme en 1857.

Si donc la représentation du lambeau d'organe donnait » *une idée exacte de la structure de l'organe* «, en 1849 et 1857, peut-il en être encore de même en 1883 et 1890?

Mais passons.

Dans l'ouvrage : *Untersuchungen* etc., M. Leydig consacre à l'examen des canaux intracellulaires de l'*Aulastomum nigrescens* un paragraphe auquel il a soin de nous renvoyer.

Voici le contenu de ce paragraphe 37, p. 70, ss.

Dans le premier alinéa il dit avoir choisi cet objet, parce que l'animal qu'il aurait préféré, la *Vespa crabro*, faisait défaut à ce moment.

Dans le deuxième, il mentionne avec éloge le travail de A. G. Bourne(1).

Dans le troisième, il débute par une comparaison des *canaux intracellulaires* avec des structures pareilles chez les vertébrés.

Enfin, et c'est là surtout ce qui nous intéresse, il ajoute ce qui suit :

» Und so sehen wir denn auch hier in den Zellen der Schleifencanäle, » dass die feinen Gänge, welche sich vorher noch von scharfer Umgren- » zung, weil mit cuticular Auskleidung versehen, zeigten, jetzt die zusam- » menhängende Linie verlieren. Sie erscheinen gewissermassen vielfach » durchbrochen und die Wand löst sich in die Streifen oder Stäbchen des » Protoplasma auf. Die Lichtung des Ganges trifft dadurch zusammen mit » den Zwischenräumen der Bälkchen oder Streifen (Taf. V, fig. 59). Zur » Versinnlichung des Gesachtes habe ich die willkürlich vergrösserte Zeich- » nung so gehalten, wie sich der Gegenstand bei Beleuchtung von oben » ausnehmen würde (Taf. V, fig. 60).

(1) A. G. Bourne : Quart. journ. of micr. sc., t. XX, 1880. — Deux ans plus tard, dans *Zelle und Gewebe*, p. 11, Bourne n'en est pas quitte à si bon marché Là, Leydig reproche à Bourne d'avoir mal connu les ouvrages publiés par lui, et de donner comme du neuf ce que lui, Leydig, avait déjà écrit vingt ans auparavant! — Nous sommes flatté d'avoir été mis en compagnie du savant anglais.

« Die cuticulare Auskleidung der Röhren steht bezüglich der Dicke « in geradem Verhältniss zum Umfang des Canals. Am Hauptgang hat es « [illegible] den Anschein, als ob hinter der cuticularen Lage noch eine Schicht « [illegible] wäre; überdies ist im optischen Schnitt auch etwas von Quer- « strichelchen bemerkbar, vergleichbar jener querringeligen Sculptur, « welche sich am Ausführungsgang verschiedener Drüsen der Insecten und « Tracheen einstellt.

« Bourne hat dargethan, dass die Gänge der einen Zelle mit denen « der Nachbarzellen zusammenhängen. Dieses Verhalten, welches ich zu « bestätigen habe, verliert den auffallenden Charakter einigermassen, wenn « man sich vergegenwärtigt, dass zugleich nachher zu erösternde Intercel- « lularräume anwesend sind, sowie auch eine Menge von Löchern, durch « welche die Rinde des Protoplasma in gedachte Intercellularräume sich « öffnet. »

Résumons encore cette citation en propositions, pour plus de clarté.

3. Les *faibles canaux* perdent la ligne continue de leur paroi, parce qu'ils perdent le revêtement cuticulaire qui existent dans les canaux *plus forts*. Ces faibles canaux paraissent pour cette raison perforés en maint endroit, et la lumière du canal coïncide par là (trifft dadurch zusammen) avec les interstices des trabécules. (Tab. V, fig. 59 et 60.)

6. Entre le revêtement cuticulaire et le protoplasme des cellules qui entourent le canal principal, il y a une apparence d'une couche à striation transversale comparable à la structure des canaux évecteurs des glandes des insectes et des trachées.

## II.

Examinons brièvement ces différents points.

1. « Les cellules au jeune âge sont dépourvues « d'une enveloppe membraneuse. Plus tard, il se « forme un revêtement cuticulaire par le durcisse- « ment de la couche corticale. »

Leydig en 1857 dans l'*Histologie*, p. 9, § 7, formule des opinions sur la nature de la *cellule*, qui sont en opposition avec ce que l'École, dit-il, admettait généralement.

Ce sont à peu près les mêmes idées que nous retrouvons reproduites dans la proposition qu'on vient de lire.

Leydig ne cite pas d'auteur, qui ait émis ces opinions avant lui. Et dans son ouvrage *Untersuchungen etc.*, il renvoie à son *Histologie*, également sans mentionner d'autres auteurs.

Ces idées appartiennent-elles en propre à Leydig? Ont-elles été admises?

C'est dans les termes suivants qu'en juge Sir William Turner, président de la Société de Microscopie écossaise (1). Des deux publications postérieures de Leydig, en 1883 et en 1885, il n'est pas question dans toute la dissertation. Turner admet les théories aujourd hui en vogue, et qui sont tout autres que celles de Leydig.

« L'opinion de Leydig (en 1857) de ce que sont les parties essentielles « d'une cellule, correspond exactement à l'opinion exprimée bien des années « auparavant par John Simon ».

En effet, c'est en 1845 que parut à Londres l'*Essai on the Thymus Gland* de Sir John Simon, savant distingué; il y développe ses idées sur la nature de la cellule qu'on retrouve chez Leydig.

D'ailleurs, pareillement en 1845 (*Comptes-rendus des séances de l'Académie des Sc.*, Paris, t. XXI, p. 911 et 1369), Coste avait soutenu ex professo et de la manière la plus catégorique que les cellules, provenant de la segmentation du vitellus dans les plantes et dans les animaux, sont originairement composées d'un noyau et d'un corps cellulaire *nu*, c'est-à-dire sans paroi propre.

Ces idées ont été aussitôt admises par l'École française.

> 2. « Il se présente des stries rayonnantes, tant dans « l'écorce que dans toute la substance cellulaire. C'est « l'ovaire d'une jeune grenouille, dit-il, qui m'a présenté « cette structure. »

La striation dans la masse protoplasmatique n'est pas un point si difficile à démontrer qu'il faille nous renvoyer à un ovaire de jeune grenouille. Les exemples décrits et figurés par les auteurs depuis 25 ans sont innombrables.

Et puis, on se demande pourquoi Leydig nous reproche (2) de ne pas avoir mentionné cette striation des cellules de l'ovaire de grenouille, alors

(1) Cell Theory, past and present. The Inaugural Adress delivered to the Scotish Microscopical Society by Sir William Turner, F. R. SS. L and G. President of the Society, p. 24 — cf. *Nature*, 13 nov. 1890.

(2) F. Leydig : Biol Centr., l. c.

que nous traitions de l'*Hirudo medicinalis* et de l'*Aulastomum*! Nous avons eu soin d'ailleurs de signaler le réticulum dans les divers organes segmentaires que nous avons étudiés.

3. « Parmi les cellules sans membrane, il faut comp-
« ter les grandes cellules de l'organe segmentaire de l'*Au-*
« *lastomum*. »

Assurément, ces *grandes* cellules ne sont plus des cellules à leur jeune âge. Cela revient à dire qu'elles n'auront probablement jamais de membrane, c'est-à-dire que leur « Rindeschicht » ne se durcira jamais.

Ainsi, Bourne en 1880 et 1882, Osc. Schultze et Vejdovsky en 1883, et dernièrement nous-même en 1889 et 1890 nous nous sommes tous trompés! La ligne mince que nous avons tous vue et dessinée comme limite membraneuse des cellules, n'était qu'une illusion! Il nous reste la consolation de penser que, dès 1849 et 1857, c'est-à-dire bien longtemps avant nous, Leydig lui-même a enseigné cette erreur!

Le fait est que les grandes cellules ont une membrane très nette.

4. « L'écorce du protoplasme est criblée de petits
« trous. Ces trous donnent accès aux interstices du réseau
« de la substance cellulaire. »

Cette opinion de Leydig est-elle fondée?

Est-il vrai que, après les travaux de Bourne, de Lang, de Schultze, de Vejdovsky et les nôtres, on puisse encore admettre l'existence des perforations dans la membrane des cellules de l'organe segmentaire?

Tous, et Leydig lui-même en 1857, nous avons constaté la présence d'une *membrane continue* autour du protoplasme. Les plus forts grossissements, auxquels Leydig dit devoir sa nouvelle découverte, loin de nous faire reconnaître ces interruptions, nous ont amené à en nier l'existence. Et certes, les assertions de Leydig ne sont pas de nature à enlever notre conviction sur ce point.

5. « Les *faibles canaux* perdent la ligne continue de
» leur paroi, parce qu'ils perdent le revêtement cuticulaire
» qui existe dans les canaux *plus forts*. Ces *faibles canaux*
» paraissent pour cette raison perforés en maint endroit,
» et la lumière du canal coïncide par là avec les interstices
» des trabécules (Tab. V, fig. 59 et 60) »

Selon LEYDIG, la paroi des *faibles canaux* n'est plus continue, comme celle des *canaux plus forts*.

C'est là une particularité nouvelle que ni BOURNE, ni LANG, ni OSC. SCHULTZE, ni VEJDOVSKY, ni nous-même n'avons jamais pu observer; pas plus d'ailleurs que LEYDIG avant 1883, lui qui cependant, en 1849, avait déjà des idées exactes sur la nature de tout l'organe!?

D'après l'auteur, les communications directes du canal avec les interstices existeraient seulement sur les canaux faibles. Pourquoi? Parce que là, dit il, il n'y a plus de revêtement cuticulaire.

Cependant dans *Zelle und Gewebe*, p. 15, § 5, al. 1, sub titulo » Porosität «, LEYDIG nous apprend que toute limite, soit de *membrane vraie*, soit de substance *membraneuse*, est caractérisée par des *pores* qui passent d'outre en outre.

Et les formations cuticulaires elles-mêmes, (" Zelle und Gewebe «, ibid. al. 3,) *ne sont jamais dépourvues de pores*. Si la couche cuticulaire devient épaisse, ces *pores* deviennent des *canalicules*, „ Kanälchen " !

On doit donc trouver des *pores*, voire même des canalicules dans la cuticule décrite par LEYDIG sur les gros canaux.

Dès lors, que devient la distinction entre les ramuscules et les canaux plus gros? Pourquoi la lumière de ces derniers ne communique-t-elle pas avec les interstices du » Spongioplasma «, puisque LEYDIG voit des *pores* ou des *canalicules* dans la cuticule, dont l'épaisseur, selon lui, est en raison directe de la largeur du canal?

Nous ne nous attarderons pas à faire la critique des deux fig. 59 et 60, auxquelles LEYDIG nous renvoie. La première, la seule qui soit faite d'*après nature*, selon l'auteur, ne présente qu'une seule *portion* de cellule, contenant *un seul* tronçon de canal avec *un seul* rameau terminal, et ne porte pas de légende détaillée. La deuxième est *schématique*, dit l'auteur lui-même.

> 6. » Entre le revêtement cuticulaire et le protoplasme » des cellules qui entourent le canal principal, il y a une » apparence d'une couche à striation transversale, compa- » rable à la structure transversale des canaux évecteurs des » glandes des insectes et des trachées. «

Cette proposition marque le point le plus important de la discussion.

Pour éviter toute méprise sur la signification des paroles de LEYDIG, nous le laisserons parler lui-même.

» Am Hauptgang hat es sogar den Anschein als ob hinter der cuticularen
» Lage noch ein Schicht zugegen wäre; überdies ist im optischen Schnitt
» auch etwas von Querstrichelchen bemerkbar, vergleichbar jener querrin-
» gelingen Sculptur, welche sich am Ausführungsgang verschiedener Drüsen
» der Insecten und Tracheen einstellt. «

Traduisons littéralement : » Auprès du canal principal il y a même
» l'apparence comme si, derrière la couche cuticulaire, était encore présente
» une autre assise; en outre, dans une section optique on peut remarquer
» quelque chose comme des stries transversales, comparables à cette sculp-
» ture transversale qui se présente chez le canal évecteur de plusieurs
» glandes d'insectes et des trachées. «

Cette traduction, pour être peu élégante, n'en est pas moins fidèle.

Examinons ces paroles.

L'assise qui se trouve derrière le revêtement du canal n'est pas bien évidente pour LEYDIG, car il dit, qu'il y a là une *apparence comme si* elle était présente et que, en coupe optique, *on peut remarquer quelque chose comme des stries transversales*.

LEYDIG n'est donc pas encore assuré de la constitution de cette assise; sa *nature* ne lui est pas bien connue. Il hasarde seulement de la comparer à l'aspect d'une trachée, en section optique.

Rappelons une phrase de notre précédent mémoire où nous faisons la même comparaison. » La section transversale de certains tubes de MALPIGHI
» des trachéates présente parfois un aspect analogue... «. La Cellule, t. V, fasc. 2, p. 386.

Et cet aspect nous l'avons remarqué autour du canal principal, comme LEYDIG.

Évidemment nous parlons tous deux du même aspect présenté par le même objet.

Eh bien! qu'est cette assise, si énigmatique pour LEYDIG?

Elle est représentée dans les FIG. **2**, **4**,*A*, **4**,*B* et **17** de notre mémoire précédent, et aussi dans les FIG. **45**, **46**, **47**, **48** de celui-ci.

Cette assise, A. G. BOURNE, cité par nous à la page 372 de La Cellule, t. V, en avait déjà reconnu la vraie nature en 1882.

Cette assise constitue à elle-seule l'unique conduit du canal principal, à l'exclusion de tout autre élément de l'organe segmentaire. Elle est formée par une seule *série de cellules* contenant à l'*intérieur* de leur protoplasme le canal principal.

C'est cette assise, enfin, *qui fait précisément que le canal principal est lui même un canal intracellulaire!*

Si le professeur LEYDIG avait suivi le trajet du canal principal jusque près de la vésicule, il aurait pu constater, comme nous, que » *cette assise à striation transversale* « persiste à elle seule, sans manchon de cellules environnantes.

Il aurait pu trouver ce que nous avons représenté en coupe longitudinale dans notre FIG. **14** et **15**, et en coupe transversale dans les FIG. **11**, **12**, **13** du précédent mémoire, et encore dans les FIG. **45-49** de celui-ci.

Il aurait pu constater que cette *assise* contient des noyaux parfaits, et non rudimentaires; qu'elle présente tous les caractères d'une série de cellules placées bout à bout, comme dans un vaisseau de plante, avec la cellule-porte pour terme extrême.

Il aurait pu s'assurer du fait, sur lequel nous avons appuyé, et non sans raison, que *tout le système canaliculaire* de l'organe segmentaire est *intra cellulaire* d'un bout à l'autre.

Tout cela, LEYDIG, à l'heure qu'il est, ne l'a pas encore constaté, ni décrit, ni figuré!

Telle est la conclusion rigoureuse qui découle des passages auxquels le savant Professeur nous a renvoyé lui-même le 15 août 1890!

## RÉSUMÉ.

Les résultats que nous avons obtenus par nos nouvelles recherches complètent les données publiées dans notre premier mémoire. Nous allons indiquer succinctement ces compléments en suivant l'ordre du résumé de notre travail précédent.

### A. Plan général de l'organe segmentaire.

Dans toutes les hirudinées examinées par nous, l'entonnoir terminal de l'organe segmentaire fait défaut, ainsi que VEJDOVSKY l'a constaté chez les *adultes* des espèces qu'il a étudiées.

#### *Haemopis vorax.*

Les différences entre cette hirudinée et les deux espèces *Hirudo medicinalis* et *Aulastomum gulo* sont les suivantes :

1° L'organe dans son ensemble est moins ramassé et plus sinueux.

2° Une seule assise de cellules glandulaires entoure les cellules qui contiennent le canal collecteur, et cela tout le long de l'organe, à part la partie nue de ce canal près de la vésicule.

3° Le dénument partiel du canal collecteur dans son trajet à travers le manchon de cellules glandulaires.

*Clepsines et Hemiclepsis.*

Dans ces espèces nous pouvons compléter les données antérieures.

1° Les trois canaux prennent leur origine dans des ramifications ou dans des lacunes.

2° Ces ramifications et ces lacunes constituent trois systèmes indépendants, un pour chaque canal.

3° Les systèmes d'origine peuvent passer d'une cellule à l'autre par un prolongement propre, séparé de celui qui conduit un canal préformé.

4° Les trois canaux se réunissent finalement dans un canal unique, le canal collecteur; cette réunion se fait tantôt près de l'orifice inférieur, tantôt à une distance plus ou moins grande, selon les diverses espèces.

### B. Structure des cellules

1° Le protoplasme dans les cellules chez les *Clepsines* et les *Hemiclepsis* est divisé parfois, par des lignes sombres et granuleuses, en territoires entourant séparément chaque canal.

2° Dans la plupart des cas, ces territoires ne sont pas limités sur toute leur circonférence, mais se confondent en partie avec le protoplasme ordinaire du corps de la cellule.

3° La limite des territoires ne se présente jamais comme une membrane bien caractérisée.

4° Certains canaux présentent un revêtement interne dont la nature est encore mal définie.

### C. Rapports des cellules entre elles.

Dans les *Clepsines* et les *Hemiclepsis* le mode d'union typique des cellules est de s'établir par autant de prolongements séparés qu'il y a de canaux dans ces cellules.

# EXPLICATION DES PLANCHES (*)

## PLANCHE I.

*Clepsine complanata B.*

FIG. **1.** Grossissement, obj. apochr., immers hom., oc. comp. 4.

Deux cellules, contenant des ramifications terminales.

Cellule *A*.

*c*. Canal, déjà constitué, présentant une paroi striée.

*rt*. Ramifications terminales. Les parties effilées se trouvent tant au sein du protoplasme qu'à la périphérie de la cellule. Les terminaisons des ramuscules portent des trabécules plasmatiques insérées sur elles par des granulations.

*prc*. Partie du protoplasme strié et clair.

*prf*. Partie du protoplasme radialement ordonnée et dense.

*nn*. Noyaux.

Remarquer que dans les cellules à ramifications on trouve souvent plus d'un noyau; mais ils sont toujours de même grosseur à peu près.

FIG. **2.** Gross., apochr. imm. hom., oc. c. 8.

Cellule à lacunes ramifiées.

*la*. Lacunes. Elles portent des ramifications terminales, *rt*, comme les ramifications des cellules précédentes. Autour des lacunes plus larges le protoplasme est déjà orienté.

FIG. **3.** Gross, DD, oc. c. 8.

Deux cellules *A* et *B*, reliées par un prolongement de dimensions exceptionnelles.

Cellule *A* a un protoplasme presque partout strié normalement à la paroi du canal *c*. La couche périphérique est plus dense, et se continue par le prolongement d'une cellule à l'autre.

*n*. Noyau. Dans la cellule *A* le nucléole n'est pas représenté, parce que la coupe précédente avait enlevé la majeure partie du noyau.

*pf*. Paroi du canal de face. Elle est striée transversalement, et les stries sont en relation avec les trabécules du protoplasme.

FIG. **4.** Gross., apochr. imm. hom., oc. c. 12.

*A*, *B*, *C*. Trois noyaux de diverses grosseurs.

*A*. Noyau à deux nucléoles; c'est un cas peu fréquent.

---

(*) Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire, avec un stativ Zeiss, condensateur Abbe, et diaphragme-iris.

FIG. **5**. Gross., H, imm., oc. c. 8.

Cellule à canaux, possédant deux noyaux.

*n*. Noyaux situés au même niveau.

$c^1$. Canal normal. Il est entouré d'une auréole de protoplasme régulier. A l'intérieur du canal est une zone d'aspect cuticulaire.

$c^2$. Canal de moindre calibre. Il porte les mêmes détails que le précédent.

*rt*. Ramifications terminales du troisième canal. Celles-ci n'ont qu'une faible auréole de protoplasme et pas de zone cuticulaire.

FIG. **6**. Gross., apochr. imm. nom., oc. c. 12.

Passage des trois canaux $c^1$, $c^2$, $c^3$, de la cellule *A* à la cellule *B*.

*a*. Prolongement propre au petit canal, $c^3$.

*z*. Zone cuticulaire à l'intérieur des canaux.

Les canaux $c^1$ et $c^2$ passent de concert par un prolongement commun.

FIG. **7**, *A*. Gross., apochr., imm. hom., oc. c. 8.

*A*. Coupe transversale de la portion inférieure d'une cellule à trois canaux *a*, *b*, *c*. Le protoplasme est régularisé autour des canaux et sur la périphérie de la cellule.

FIG. **7**, *B-M*. Gross., DD, oc. c. 8.

*B-M*. Série de coupes faisant suite à la coupe précédente. Cette série représente successivement en section transversale la portion inférieure de la première cellule, les prolongements unitifs, et le corps de la cellule suivante jusqu'au noyau inclusivement.

FIG. **8**. Reconstruction en perspective du tronçon intéressé par les sections précédentes.

FIG. **9**. Gross., apoch. imm. hom., oc. c. 8.

Tronçon du corps segmentaire d'un très jeune individu.

*n*. Noyaux à caryoplasme granuleux.

*pr*. Protoplasme granuleux.

Dans la cellule *A* il est un peu strié à la périphérie.

$c^1$, $c^2$. Deux canaux, ayant chacun un prolongement séparé.

$c^3$, Troisième canal, qui dans une autre coupe se jette dans la cellule *A* et dans la cellule *C*.

REMARQUE. Dans ces jeunes cellules il n'y a pas trace de division au sein du protoplasme.

FIG. **10**. Gross., apochr. imm. hom., oc. c. 8.

Tronçon d'un autre organe segmentaire du même individu.

*n*. Noyaux à caryoplasme réticulé et granuleux.

*pr*. Protoplasme grossièrement réticulé, portant des granulations surtout aux points d'insertion sur la membrane.

*prc*. Protoplasme clair et finement strié.

*in*. Intestin, sous lequel se cache en partie l'organe segmentaire.

*alb*. Globules d'albumine remplissant encore l'intestin du jeune individu.

FIG. **11**. Gross , H, imm , oc. c. 4.

Terminaison du canal segmentaire. Cellule-porte.

*CC*. Canal collecteur.

$c^1$, $c^2$. Deux canaux qui s'unissent sous le noyau pour former le canal collecteur *CC*.

FIG. **12**. Gross., apochr., imm. hom., oc. c. 8.

Portion inférieure du système segmentaire d'un très jeune individu

*CP*. Cellule-porte.

*CC*. Canal collecteur.

*V*. Vésicule urinaire.

*ep*. Épithélium revêtant la cavité vésiculaire, et en continuité avec l'épithélium épidermique.

FIG. **13**. Gross., DD, oc. c. 8.

Portion inférieure du système segmentaire avec les détails des tissus environnants. Coupe verticale.

*CP*. Cellule-porte, dont la portion contenant le noyau est enlevée.

*V*. Vésicule urinaire, revêtue intérieurement de cellules épithéliales un peu allongées et dirigées en bas.

*cu*. Cuticule de l'épiderme, cessant à l'entrée de la vésicule..

*m*. Cellules musculaires, coupées longitudinalement.

*m'*. Cellules musculaires, coupées transversalement.

Tous les interstices sont remplis de tissu conjonctif, qui n'est pas figuré dans ce dessin.

FIG. **14**. Gross., DD, oc. c. 8.

Coupe horizontale dans la vésicule et les tissus environnants.

*V*. Vésicule urinaire entourée de son épithélium.

*m*. Cellules musculaires, coupées longitudinalement.

*m'*. Cellules musculaires, coupées transversalement.

*tc*. Tissu conjonctif, remplissant les interstices.

FIG. **15**. Gross , DD, oc. c. 8.

Ouverture extérieure du système, vue de face.

*P*. Pore, ou ouverture de la vésicule à la surface ventrale.

*ed*. Épithélium épidermique.

Le rasoir ayant effleuré la surface du corps, la coupe représente les parties un peu saillantes des cellules épidermiques détachées les unes des autres ; pour plus de clarté nous y avons dessiné cependant des noyaux qui gisaient plus bas.

*Clepsine bioculata.*

FIG. **16**. Gross., apochr., imm. hom., oc. c. 12.

*A—D*. Divers noyaux des cellules segmentaires.

*B*. Noyau à nucléole creux.

Remarque. Le caryoplasme est moins dense que dans l'espèce précédente.

FIG. **17—19**. Gross , apochr., imm. hom., oc. c. 4.

Cellules de la partie supérieure de l'organe.

FIG. **17**. Coupe dans les deux premières cellules de l'organe.

Cellule *A*.

*la*. Lacune qui donne définitivement son origine au premier canal de l'organe.

Cellule *B*.

*c*. Le premier canal de l'organe.

*rt*. Ramifications des lacunes d'origine du deuxième canal, qui en résulte plus loin.

FIG. **18** et **19**.

Deux coupes successives à la précédente.

Elles montrent le canal passant par un prolongement propre de la cellule *B* à la cellule *C*.

Les lacunes également passent par un prolongement spécial.

FIG. **20**. Gross., apochr., imm. hom., oc c. 12.

*m*. Membrane de la cellule. Une disposition exceptionnelle la montre nettement en coupe.

*rt*. Trabécules sinueuses et verruqueuses du protoplasme. Ces trabécules sont exceptionnellement distancées; les interstices paraissent complétement vides.

*c*. Canal à paroi très mince à partir de laquelle rayonne le protoplasme.

*p*. Paroi coupée transversalement. Elle présente des épaississements ronds, qui sur une grande partie de la section brillent comme des perles Dans une autre partie ces points sont noirs.

*f*. Fond du canal. Il porte des stries qui aboutissent exactement aux points brillants posés sur les deux bords.

*la*. Lacune. La partie supérieure de la lacune est enlevée par le rasoir. La paroi en coupe présente des points d'épaississement.

*pl*. Plis à la surface inférieure de la lacune. Ils sont dessinés en relief.

FIG. **21**. Gross., apochr., imm. hom., oc. c. 8.

Cellule à protoplasme très clair.

*c*. Canal. La paroi est striée. Le protoplasme près de la paroi est plus dense et granuleux; il rayonne à partir de chaque strie.

*tr*. Trabécules ondulantes et vigoureuses, serpentant dans le protoplasme clair. Souvent on ne trouve que des tronçons de ces trabécules, dont la direction en général est normale au canal.

FIG. **22**. Gross., apochr. imm. hom., oc. c. 8.

Tronçon de l'organe à cellules claires.

*A*, *B*, *C*, *D*. Cellules présentant un prolongement unitif qui les relie deux à deux au niveau où la section a été pratiquée. Les prolongements pour les canaux $c^1$ et $c^3$, ne sont pas compris dans cette coupe-ci.

Cellule *A*.

$c^1$. Premier canal, logé dans un protoplasme foncé et régulièrement orienté sur la paroi du canal.

$c^2$. Deuxième canal, dans un protoplasme clair et finement réticulé; près de la paroi les granulations sont très denses.

*prf*. Protoplasme foncé, occupant la périphérie de la cellule.

*prc*. Protoplasme clair, semé de petits tronçons de trabécules plus fortes.

*se*. Substance étrangère, presque homogène, sans structure.

Cellule *B*.

*n*. Noyau, avec nucléole.

$c^2$. Suite du tronçon du canal $c^2$ de la cellule *A*. Le protoplasme près de la paroi est sans granulations fortes

*prf*, *prc*, *se*, comme dans la cellule *A*.

Cellule *C*.

$c^2$. Le même canal, en section transversale. Le protoplasme clair et finement réticulé rayonne autour du canal, mais sans granulations denses sur la paroi.

$c^3$. Troisième canal, en section plus ou moins transversale. Sur sa paroi le protoplasme est granuleux.

*prf*, *prc*. Comme ci-dessus. Dans le prolongement qui conduit la continuation du deuxième canal, le protoplasme est plus dense et strié

Cellule *D*.

$c^3$. Troisième canal en partie vu de face. Le prolongement de ce canal, dans une coupe précédente, s'unit à la cellule *C*, et relie les deux tronçons du canal $c^3$.

*n*, *prf*, *prc*. Comme ci-dessus

FIG. **23**. Gross., H, imm., oc. c. 4.

Tronçon de l'organe segmentaire.

Cellule *A*.

*n*. Noyau avec nucléole.

$c^2$. Deuxième canal, à paroi peu distincte et très déchiquetée. Sur les points saillants de la paroi apparaissent des trabécules onduleuses, se perdant dans le protoplasme clair de la cellule.

$c^1$. Premier canal, dont la paroi au bout supérieur commence à prendre l'aspect du canal $c^2$.

Les deux cellules *A* et *B* communiquent par un prolongement très réduit.

Cellule *B*.

A la périphérie le protoplasme est plus dense sur une faible zone : tout le reste est très clair et finement réticulé.

La paroi du canal est nettement limitée sur les bords, mais la surface est irrégulièrement arrangée.

Cellule *C*.

Le protoplasme est clair sur toute l'étendue de la cellule.

$c^1$. Canal, dont la paroi présente un aspect de plus en plus régulier.

FIG. **24**. Gross , apochr. imm. hom., oc. c. 8.

*n*. Noyau, à caryoplasme peu dense et à nucléole granuleux.

*c*. Canal, dont la paroi est entièrement désorganisée.

*prf*. Protoplasme foncé sur une faible étendue à la périphérie.

*prc*. Protoplasme clair, finement réticulé.

FIG. **25**. Gross., H, imm , oc. c. 4.

Cellule, dont toute la masse est à peu près disposée en prolongement.

*Clepsine Carenæ.*

FIG. **26**. Gross., apochr. imm. hom., oc c. 12.

*A*, *B*, *C*, *D*. Noyaux de diverses grosseurs.

Le caryoplasme est plus dense que dans l'espèce précédente.

FIG. **27**. Gross., II, imm., oc. c. 8.

Coupe transversale d'une cellule segmentaire.

$c^1$. Premier canal, entouré en grande partie par un protoplasme rayonnant.

$c^2$. Deuxième canal, pareillement entouré de rayons plasmatiques.

*li*. Limite de territoire de chaque canal, au sein du protoplasme commun.

*pr*. Protoplasme très grossier, plus clair à l'intérieur, plus dense à l'extérieur. Les granulations en général sont abondantes et grosses.

*se* Substance étrangère amorphe.

FIG. **28**. Gross., apochr. imm. hom., oc. c. 8

Cellule de la portion supérieure de l'organe.

*n*. Noyaux.

*prc*. Protoplasme clair, occupant le centre de la cellule. A la partie supérieure de la cellule il passe insensiblement dans le protoplasme foncé qui est assez régulièrement strié mais très grossier.

*la*. Lacunes terminales.

Remarque. Dans cette espèce les lacunes sont beaucoup plus arrondies et portent peu de ramifications terminales.

*la'*. Lacunes terminales, situées un peu plus bas que les autres. Nous avons jugé utile d'indiquer des lacunes placées à différents niveaux pour mieux faire ressortir leur disposition en série. Un pointillé homogène indique celles qui gisent à quelque profondeur.

$c^1$. Premier canal, prenant son origine dans la dernière lacune de la série.

*li*. Limite du protoplasme foncé qui loge la série des lacunes. Cette limite s'efface peu à peu à la partie supérieure.

$c^2$. Deuxième canal, engagé dans un prolongement.

FIG. **29**. Gross., DD, oc. c. 8.

Portion terminale du système segmentaire, avec les détails des tissus environnants.

*CC*. Canal collecteur.

*CP*. Cellule-porte, non élargie à la partie supérieure, mais faisant corps avec la cellule précédente.

*V*. Vésicule urinaire, tapissée d'un épithélium.

*ep*. Épithélium de la vésicule. Les cellules sont faiblement allongées vers l'ouverture.

*cu*. Cuticule de l'épiderme. Elle cesse sur le bord de la vésicule.

*m*. Cellules musculaires à plat.

*m'*. Cellules musculaires en coupe.

*tc*. Tissu conjonctif, remplissant les interstices.

*Clepsine hyalina*

FIG. **30**. Gross. apochr., imm. hom., oc. c. 12.

*A*, *B*, *C*, *D*. Noyaux de diverses grosseurs dans les cellules segmentaires.

Leur caryoplasme est presque aussi dense que dans la précédente espèce.

FIG **31**. Gross., DD, oc. c., 8.

Deux cellules à ramifications terminales.

*A* et *B*. Cellules montrant des ramifications en forme d'arbrisseaux, et un tronçon de canal.

*rt*. Ramifications terminales, se dirigeant surtout vers la périphérie de la cellule.

$c^1$. Premier canal qui résulte de l'union de trois branches à ramifications, vues au niveau de la section optique; beaucoup d'autres branches sont placées plus haut et plus bas.

$c^2$ Deuxième canal venant de la partie supérieure de l'organe.

Les prolongements unitifs se trouvent à un niveau différent de celui de la coupe.

*pr*. Protoplasme à aspect strié.

FIG. **32**. Gross , DD, oc. c. 8.

Coupe transversale d'une cellule à trois canaux.

*n*. Noyau.

$c^1$, $c^2$, $c^3$. Coupe transversale des trois canaux.

*pr*. Protoplasme. Il est plus dense à la périphérie de la cellule. Autour du canal $c^2$ il est visiblement rayonnant; il est peu strié dans la masse de la cellule.

*li*. Limite du territoire du canal $c^3$.

FIG. **33**. Gross., DD, oc. c. 8.

Portion terminale du système segmentaire.

*CC*. Canal collecteur. Il est très allongé et remonte entre les diverticules de l'intestin jusque près de la face dorsale.

*CP*. Cellule-porte. Elle n'est pas différenciée de la cellule précédente.

*n*. Noyaux.

*V*. Vésicule urinaire, revêtu d'un épithélium à cellules un peu allongées.

*ep* Épithélium de l'épiderme, en continuité avec celui de la vésicule.

*cu*. Cuticule, qui n'entre pas dans la vésicule.

*m*. Cellules musculaires longitudinales, vues de profil.

*int*. Diverticules de l'intestin, en coupe verticale.

*Hemiclepsis tessulata*.

FIG. **34**. Gross., DD, oc. c. 4.

Vue générale d'une coupe verticale pratiquée dans l'animal, parallèlement à l'axe du corps.

*S*. Organe segmentaire. Partie supérieure contenant les ramifications terminales. Les cellules de cette partie communiquent largement et ne présentent pas en général des prolongements unitifs. Les terminaison sont en arbrisseau et non en lacunes ramifiées. A coté de cette masse à ramifications, on aperçoit une cellule à trois canaux.

*S'*. Tronçons de l'organe segmentaire, dont les sections placées près de la face ventrale ne présentent qu'un seul canal qui est le canal collecteur. Le canal collecteur dans cette espèce a une longueur considérable.

Remarque. L'organe est si peu volumineux dans cette espèce qu'en complétant par l'imagination les interruptions d'un tronçon à l'autre, on a l'image de tout l'organe. Le protoplasme dans les cellules segmentaires est très dense à la périphérie et autour du canal. Il est nettement strié dans le sens radial.

*l*. Lacunes dans le tissu conjonctif. Elles sont occupées par le sang.

*tc*. Tissu conjonctif très abondant.

*m*. Cellules musculaires longitudinales et horizontales.

*int*. Intestin.

FIG. **35**. Gross., apochr. imm. hom., oc. c. 12.

*A*, *B*, *C*. Divers noyaux des cellules segmentaires. Ils sont beaucoup plus petits en général que ceux des autres espèces. Leur caryoplasme est dense.

FIG. **36**. Gross., DD, oc. c. 4.

Portion terminale du système segmentaire.

*CC*. Canal collecteur.

*CP*. Cellule-porte qui n'est pas renflée à la partie supérieure, mais en continuité avec la cellule précédente.

*V*. Vésicule urinaire. Elle est notablement plus spacieuse que dans les espèces précédentes.

*ep*. Épithélium à cellules arrondies.

*cu*. Cuticule de l'épiderme. Elle n'entre pas dans la vésicule.

Remarque. L'anneau extérieur dans lequel se trouve le pore excréteur du système, offre un détail que ne présentent pas les autres espèces. La séparation de cet anneau d'avec le précédent est toujours moins profonde que la séparation d'avec le suivant.

FIG. **37**. Gross., apochr., imm. hom., oc. c. 4.

Extrémité de la cellule-porte, vue de face. Lettres comme dans la fig. précédente.

*Hemiclepsis marginata.*

FIG. **38**. Gross, apochr. imm. hom, oc. c. 12.

*A* et *B*. Deux noyaux de cellules segmentaires. Ils sont généralement plus grands que dans l'espèce précédente, mais plus petits que dans les autres espèces. Leur caryoplasme est assez dense et granuleux.

FIG. **39**. Gross, DD, oc. c. 8.

Cellule à canal et à terminaisons ramifiées.

*n*. Noyau.

*pr*. Protoplasme à réticulum puissant, et plus dense à la périphérie qu'à l'intérieur de la cellule.

*rt*. Ramifications terminales, situées surtout à la périphérie; elles forment l'origine du premier canal.

$c^2$. Deuxième canal entièrement formé et possédant un territoire complétement délimité du protoplasme.

*li.* Limite du territoire du canal $c^2$.

FIG. **40**. Gross , DD, oc. c. 8.

Tronçon de l'organe segmentaire.

*n.* Noyaux, dont un est couché sur la paroi du canal.

Cellule *A*.

$c^1$. Premier canal, qui s'insinue dans le commencement d'un prolongement unitif.

$c^2$. Deuxième canal, passant par un prolongement à la cellule *B*.

Cellule *B*.

Elle présente un prolongement des deux bouts, pour les canaux $c^2$ et $c^3$.

*pr.* Protoplasme très grossier, avec une zone périphérique plus dense.

*li.* Limite du territoire du protoplasme

Cellule *C*.

Les canaux $c^2$ et $c^3$ ont un territoire partiellement délimité.

*li.* Limite du territoire du canal.

FIG. **41**. Gross., apochr., imm. hom, oc. c. 4.

Deux cellules à prolongement unitif très large.

*A*. Cellule avec tronçons de deux canaux $c^1$ et $c^2$.

Le protoplasme est fortement trabéculisé et rayonnant autour des canaux.

*li.* Limite des territoires de protoplasme, revenant à chaque canal.

L'orientation du protoplasme d'un territoire à l'autre change brusquement.

*B*. Dans une partie de cette cellule, le réticulum est particulièrement lâche.

FIG. **42**. Gross., DD, oc. c. 8.

Coupe d'une cellule à trois canaux. Autour de chaque canal, le protoplasme est orienté normalement à l'axe du canal. Le protoplasme est divisé en trois territoires par des limites très visibles.

FIG. **43**. Gross , DD, oc. c. 8.

*CC.* Canal collecteur, qui monte très haut entre les diverticules de l'intestin.

*n.* Noyaux.

*inf.* Élargissements infundibuliformes du canal collecteur. Ces élargissements, trop faiblement rendus dans la figure, marquent le point d'union de deux cellules, comme dans l'*Hirudo medicinalis*.

*f.* Fond du canal, légèrement strié par lignes pointillées.

REMARQUE. On peut déduire des figures **39**–**43** que les canaux de cette espèce sont très spacieux, contrairement à ceux de la plupart des autres.

FIG. **44**. Gross., DD, oc. c 4.

Terminaison inférieure du système segmentaire, avec les détails des tissus environnants.

*CC.* Canal collecteur. Le protoplasme est fortement rayonnant.

*V.* Vésicule urinaire.

*ep.* Épithélium de la vésicule et de l'épiderme.

*cu*. Cuticule épidermique qui cesse au bord de la vésicule.

*m*. Cellules musculaires, vues en profil.

*m'*. Cellule musculaire, vue en coupe.

*tc*. Tissu conjonctif

*l*. Lacune sanguine.

Remarque. Dans cette espèce l'anneau, sur lequel débouche la vésicule, contient constamment une lacune sanguine béante, placée transversalement à l'axe du corps. Cette lacune béante ne se montre pas dans les deux anneaux qui séparent deux vésicules successives.

*Hœmopis vorax*.

FIG. **45**. Gross., DD, oc. c. 4.

Coupe passant par la portion supérieure de l'organe.

*A*. Coupe transversale dans la masse glandulaire.

*B*. Coupe, en majeure partie longitudinale.

Remarque. Le canal central de *A* est en continuité avec le canal central de *B*, par une anse de l'organe que le rasoir a emportée dans cette coupe ci et qu'on retrouve dans une coupe précédente.

*CC*. Canal central; le protoplasme des cellules qui le constituent est strié radialement.

Partout, où les cellules perforées, qui forment la paroi de ce canal, sont en contact avec les cellules glandulaires environnantes, on voit une zone de fusion des membranes, comme nous l'avons figuré pour l'*Aulastomum gulo*.

*cl*. Canaux latéraux dans les cellules glandulaires entourant le canal central.

*rt*. Ramifications terminales des canaux latéraux.

*pr*. Protoplasme granuleux, rayonné près de la paroi des canaux.

*n*. Noyaux, qui dans cette espèce comme dans l'*Hirudo* et l'*Aulastomum*, sont d'une grande uniformité.

*cap*. Capillaires sanguins qui enveloppent l'organe comme d'un réseau.

FIG. **46**. Gross., H, imm., oc. c. 2,

Coupe dans la portion inférieure de la partie moyenne de l'organe.

*CC*. Canal central. Cette préparation montre une anse de ce canal; les deux bouts sont coupés transversalement, et la paroi du tronçon intermédiaire se voit de face.

*cl*. Canaux latéraux, qui dans cette portion de l'organe sont souvent plus spacieux que le canal collecteur.

*n*. Noyau.

*pr*. Protoplasme, qui dans cette région est beaucoup plus homogène et sans granulations fortes.

*cap*. Capillaires sanguins.

FIG. **47**. Gross., DD, oc. c. 8.

Tronçon du canal collecteur incomplétement environné de cellules glandulaires.

*CC*. Canal collecteur.

*cl.* Canal latéral, qui se déverse dans le canal collecteur.

Il y a deux endroits où les cellules pariétales du canal central sont dénuées de cellules environnantes.

FIG. **48.** Gross , H, imm., oc. c. 2.

Tronçon libre du canal collecteur.

*CC* Canal collecteur partiellement environné de cellules, qui n'adhèrent pas à la paroi du canal collecteur.

*cl.* Canal latéral.

FIG. **49.** Gross , A, 2.

Vésicule urinaire et son entourage.

*V'.* Vésicule urinaire; partie spacieuse.

*CS.* Canal collecteur de l'organe segmentaire, sur le point de pénétrer dans l'épithélium.

*m.* Cellules musculaires de profil.

*m'.* Cellules musculaires en coupe.

*tc.* Tissu conjonctif.

*cu.* Cuticule qui cesse à l'entrée de la vésicule.

*sph.* Sphincter, dont les fibres sont coupées transversalement

FIG. **50.** Gross., DD, 2.

Le même sphincter de la figure précédente agrandi.

*V''.* Vésicule urinaire; partie rétrécie.

*ep.* Épithélium tapissant toute la cavité vésiculaire.

*tc.* Tissu conjonctif.

*sph.* Fibres musculaires du sphincter en coupe transversale.

FIG. **51.** Gross , DD, 2.

Le sphincter dans une coupe horizontale

*sph.* Sphincter; les fibres musculaires prises une à une n'entourent pas complétement la cavité; mais tout le système est un anneau complet.

*tc.* Tissu conjonctif.

*m.* Cellules musculaires en profil.

*m'.* Cellules musculaires en coupe.

FIG. **52.** Reproduction de la figure 304 du livre de M. Fr. Leydig, intitulé : *Histologie des Menschen und der Thiere.* Bonn. 1857.

La légende dans l'original est celle-ci :

FIG. 304. Tronçon du canal segmentaire de l'*Hæmopis.*

*a.* La lumière.

*b.* Les cellules qui entourent celle ci.

# BIBLIOGRAPHIE


1820. *Hyacinthe Carena* : Monographie du genre Hirudo; Acad. Re, t. XXV.

1823. » Supplément à la monographie du genre Hirudo; ibid. t. XXVIII.

1827. *Alfred Moquin-Tandon* : Monographie de la famille des Hirudinées. Paris.

1845. *John Simon* : Essay on the Thymus Gland; London.

1849. *Fr. Leydig* : Piscicola; Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I.

1857. » Histologie des Menschen und der Thiere. Bonn.

1865. » Phreoryctes; Arch. f. micr. Anat.

1880. *A. G. Bourne* : On the Structure of Nephridia of the Medicinal Leech.; Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. XX.

1882. » Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. XXII.

1883. *Fr. Leydig* : Untersuchungen zur Anat u. Histol. der Thiere. Bonn.

» *Fr. Vejdovsky* : Exčresni soustava hirudinei; Extrait des publications de la Société royale de Bohème.

1884 *A. G. Bourne* : Contributions of the Anatomy of the Hirudinea ; Quart. Journ. of Micr. Sc., vol. XXIV.

» *J. B. Carnoy* : La biologie cellulaire; fasc. 1.

1885. *Fr. Leydig* : Zelle und Gewebe. Bonn.

» *G. Gilson* : Étude comparée de la spermatogénèse chez les arthropodes; La Cellule, t. I, fasc. 1.

» *J. B. Carnoy* : La cytodiérèse chez les arthropodes; La Cellule, t. I, fasc. 2.

» *M. Nussbaum* : Recherches sur l'organogénie des Hirudinées; Arch. slaves de Biol.

1887. *J. B. Carnoy* : La cytodiérèse de l'œuf; La Cellule, t. III, fasc. 1.

1889. *G. Gilson* : Les glandes odorifères du *Blaps mortisaga*; La Cellule, t. V, fasc 1.

» *L Berteaux* : Le poumon des arachnides; La Cellule, t. V, fasc. 2.

» *H. Bolsius* : Recherches sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées; La Cellule, t. V, fasc. 2.

1890. *Fr. Leydig* : Intrazelluläre und Interzelluläre Gänge; Biol. Centralbl.

» *H. Bolsius* : Intrazelluläre Gänge; Biol. Centralbl.

» *W. Turner* : The Cell Theory, past and present. Edimburgh.

# TABLE DES MATIÈRES


Introduction . . . . . 3
Méthodes . . . . . 5

CHAPITRE I. — DESCRIPTIONS.

*I. Clepsines.*

Aperçu anatomique sur l'organe segmentaire . . . . . 7
*a*) Clepsine complanata B . . . . . 8
1° Glande . . . . . 8
A. *Description des cellules* . . . . 8
Le noyau. . . . . 8
La membrane . . . . . 9
Le protoplasme . . . . . 9
Les canaux internes . . . . . 10
B. *Rapports des cellules entre elles* . . . . 12
2° Le canal collecteur . . . . . 15
3° La vésicule urinaire. . . . . 15
*b*) Clepsine bioculata . . . . . 17
1° Glande . . . . . 17
A. *Description des cellules* . . . . 17
Le noyau. . . . . 17
La membrane . . . . . 17
Le protoplasme . . . . . 17
Les canaux internes . . . . . 19
B. *Rapports des cellules entre elles* . . . . 21
2° Le canal collecteur . . . . . 22
3° La vésicule urinaire. . . . . 22
*c*) Clepsine Carenæ . . . . . 23
1° Glande . . . . . 23
A. *Description des cellules* . . . . 23
Le noyau. . . . . 23
Le protoplasme . . . . . 23
Les canaux internes . . . . . 24
2° Le canal collecteur . . . . . 24
3° La vésicule urinaire. . . . . 25
*d*) Clepsine hyalina . . . . . 25
1° La glande . . . . . 25
A. *Les cellules* . . . . . 25
Le noyau. . . . . 25
Le protoplasme . . . . . 26
Les canaux internes . . . . . 26

B. *Rapports des cellules* . . . . . 26
2° Le canal collecteur . . . . . 26
3° La vésicule urinaire. . . . . 26

## *II. Hemiclepsis.*

*a*) Hemiclepsis tessulata . . . . . 27
1° La glande . . . . . 28
A. *Description des cellules* . . . . . 28
Le noyau. . . . . 28
Le protoplasme . . . . . 28
Les canaux internes . . . . . 29
B. *Rapports des cellules entre elles* . . . . 29
2° Le canal collecteur . . . . . 29
3° La vésicule urinaire . . . . . 30
*b*) Hemiclepsis marginata . . . . . 30
1° La glande . . . . . 31
A. *Description des cellules* . . . . . 31
Le noyau. . . . . 31
Le protoplasme . . . . . 31
Les canaux internes . . . . . 31
B. *Rapports des cellules entre elles* . . . . 32
2° Le canal collecteur . . . . . 32
3° La vésicule urinaire . . . . . 32

## *III. Hæmopis vorax.*

Aperçu anatomique . . . . . 33
1° La glande . . . . . 33
A. *Description des cellules* . . . . . 34
B. *Rapports des cellules entre elles et avec les cellules de la paroi du canal collecteur* . . . . 34
2° Le canal central . . . . . 35
3° La vésicule urinaire. . . . . 35

## CHAPITRE II. — REMARQUES CRITIQUES ET CONCLUSIONS.

### I. Remarques sur la structure des organes segmentaires des Clepsines et des Hemiclepsis.

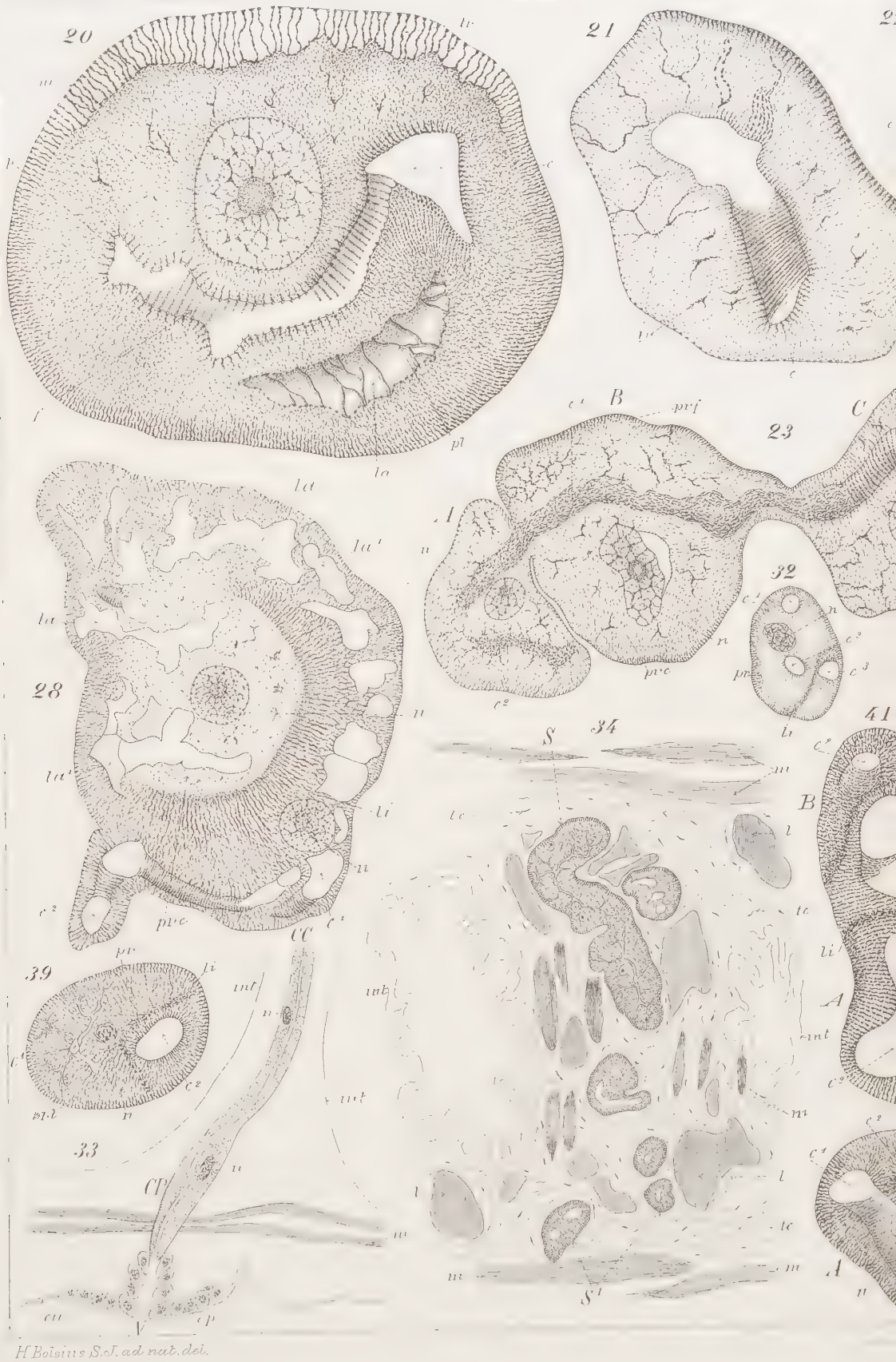
A. *La terminaison supérieure* . . . . . 36
B. *La terminaison inférieure* . . . . . 37
C. *Les relations des cellules dans la partie moyenne* . 37
D. *Les territoires différentiés au sein du protoplasme* . 37
E. *La paroi des canaux* . . . . . 37
F. *Le revêtement interne des canaux* . . . . 38
G. *La vésicule et les éléments qui l'entourent* . . 38
H *Deux noyaux dans une cellule unique* . . . . 39
I. *La cavité autour du noyau* . . . . . 40

II. Remarques sur les observations antérieures.

A. Vejdovsky . . . . . 41
1° La vésicule urinaire . . . . . 41
2° Le canal collecteur . . . . . 42
3° La partie moyenne . . . . . 42
4° La membrane contiguë à deux cellules consécutives. . 42
5° Les cellules à terminaisons . . . . . 43
6° Les terminaisons en forme de lacunes . . . . . 43
7° L'absence des cils vibratils . . . . . 43
8° L'absence d'entonnoir . . . . . 43
B. Leydig . . . . . 44
*a*) Première période . . . . . 44
*b*) Deuxième période . . . . . 52
Résumé . . . . . 59
Explication des planches . . . . . 61
Bibliographie . . . . . 73

H. Bolsius ad nat. del.

F. Giele, sc.




H Bolsius S.J. ad nat. del.

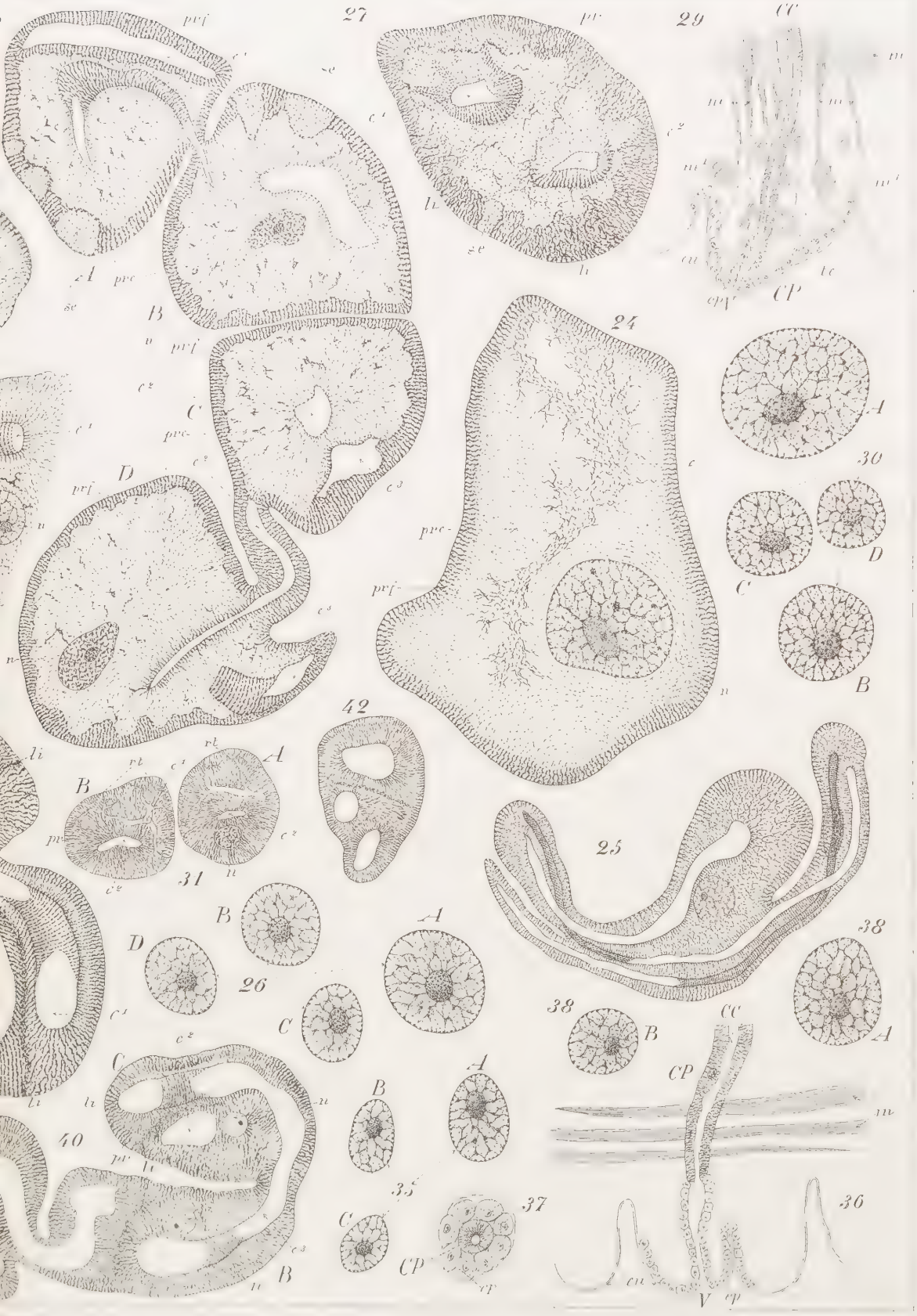
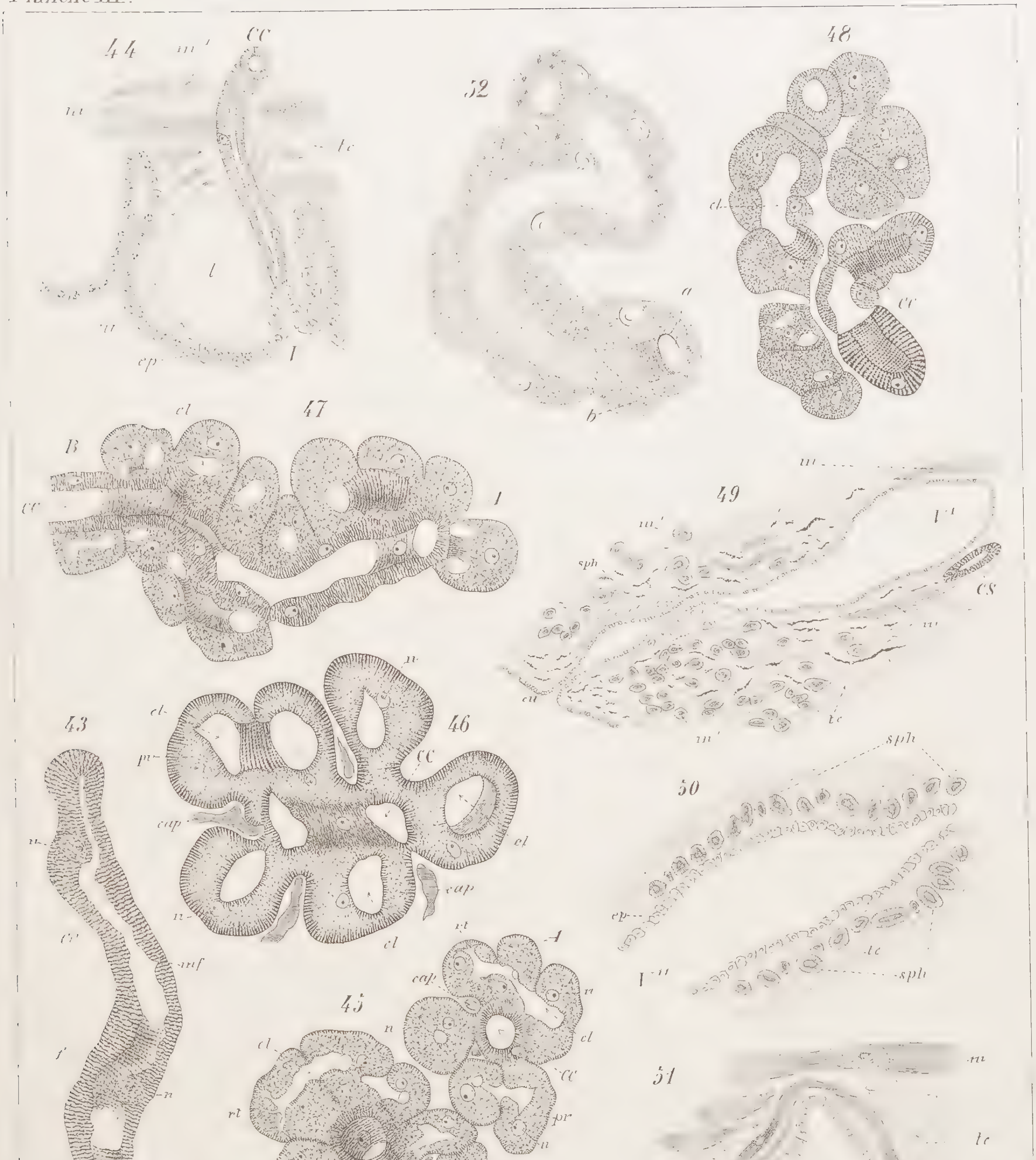

27
29
24
30
42
25
31
26
38
40
35
37
36
A
B
C
D
CP
V

Planche III.




H. Bolsius S.J. ad nat. del.

Lith. Ch. Dumont

# LA STRUCTURE

DES

# CENTRES NERVEUX

## LA MOELLE ÉPINIÈRE ET LE CERVELET

PAR

A. VAN GEHUCHTEN

PROFESSEUR D'ANATOMIE A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(*Mémoire déposé le* 20 *avril* 1891.)

# LA STRUCTURE DES CENTRES NERVEUX.

## La moelle épinière et le cervelet.

La méthode de Golgi, appliquée depuis bientôt trois ans à l'étude du système nerveux embryonnaire d'après les prescriptions de Ramón y Cajal, a fait faire des progrès immenses à nos connaissances sur la structure interne de l'axe cérébro-spinal. Les observations consciencieuses et les patientes recherches du professeur de Barcelone, soit en confirmant des faits signalés déjà par Golgi, soit en découvrant des détails de structure aussi importants qu'inattendus, nous ont montré clairement que la structure interne des centres nerveux est beaucoup plus compliquée qu'on ne l'avait cru jusqu'ici. Elles ont en même temps jeté une vive lumière sur le mode particulier d'action des éléments nerveux les uns sur les autres.

Les découvertes de Ramón y Cajal paraissaient si étranges et si surprenantes au premier abord, qu'il a fallu la parole autorisée de Kölliker, le savant histologiste de Würzbourg, pour affaiblir et diminuer considérablement la défiance avec laquelle ces découvertes ont été accueillies. Cette confirmation donnée par Kölliker aux observations de Ramón y Cajal a d'autant plus d'importance que, depuis 1887 déjà, Kölliker a appliqué la méthode de Golgi à l'étude de la structure de la couche corticale grise du cerveau et du cervelet. Tout en reconnaissant l'excellence de la méthode pour mettre en évidence les prolongements protoplasmatiques des cellules nerveuses et l'absence de toute anastomose entre eux, il a fait alors une critique assez sévère des conclusions de Golgi (1). Malgré cela, beaucoup

(1) Kölliker : *Ueber Golgi's Untersuchungen, den feineren Bau des centralen Nervensystems betreffend;* Sitzungsber. der phys. medic. Gesellsch. zu Würzburg, 1887, p. 56-62. — *Die Untersuchungen von Golgi über den feineren Bau des zentralen Nervensystems*; Anat. Anz., Jahr. II, p. 480-483, 1887.

d'auteurs hésitent encore à accepter sans contrôle ces nouvelles idées sur la structure des centres nerveux.

Désireux de vérifier par nous-même les assertions de Ramón y Cajal, nous nous sommes occupé, depuis bientôt six mois, d'une façon presque exclusive, de la structure interne des différentes parties de l'axe cérébro-spinal. Les résultats auxquels nous sommes arrivé concordent parfaitement, au moins dans les points essentiels, avec les descriptions de Ramón y Cajal et de Kölliker.

Si, malgré cela, nous nous sommes décidé à les publier, c'est uniquement pour aider à répandre, pour autant que cela nous sera possible, les idées nouvelles sur la structure des centres nerveux, et pour engager nos collègues à appliquer eux aussi la méthode rapide de Golgi aux parties de l'axe cérébro-spinal qui n'ont pas encore été étudiées jusqu'ici, afin d'arriver bientôt à une connaissance anatomique plus parfaite de ce système que l'on était presque tenté de considérer comme une énigme à jamais insoluble.

Nos recherches ont eu pour objet la structure de la moelle épinière, de la couche corticale grise du cervelet et du bulbe olfactif. L'étude du bulbe olfactif a été faite en commun avec un de nos élèves; nous en publierons sous peu les résultats. Aussi ne traiterons-nous dans ce mémoire que de la moelle épinière et du cervelet.

La méthode rapide de Golgi, telle que l'applique Ramón y Cajal, consiste à traiter des tronçons du système nerveux central de quelques millimètres d'épaisseur, avec un mélange de bichromate de potasse à 3 o/o et d'acide osmique à 1 o/o, dans la proportion de 4 parties de bichromate pour 1 partie d'acide osmique.

Il importe de prendre pour cette étude des embryons à différents stades de développement et des animaux nouveau-nés ou âgés de quelques jours seulement, parce que, ainsi que l'a fait remarquer à juste titre Ramón y Cajal, les fibres nerveuses, dépourvues encore de myéline, fixent le chromate d'argent dans toute leur étendue. On peut les poursuivre alors sur une grande longueur, voir leurs divisions et leurs subdivisions et étudier plus commodément la façon dont elles proviennent de la cellule d'origine, aussi bien que leur mode de terminaison. Golgi, depuis longtemps déjà, a appliqué sa méthode au système nerveux embryonnaire; mais c'est à Ramón y Cajal que revient le mérite d'en avoir mis en relief les immenses avantages.

Des morceaux de moelle embryonnaire de vache, de lapin et de poulet, de moelle de chats, de chiens, de lapins et de rats nouveau-nés ou âgés de quelques jours, de cervelet de souris, de singes et de poules adultes, de chiens, de chats, de lapins et de rats nouveau-nés ou âgés de quelques jours séjournaient communément dans le mélange osmio-bichromique de 2 jours à 2 1/2 jours. Une bonne fixation s'obtient déjà à la température ambiante. Pour accélérer la fixation on peut employer aussi une température variant de 35 à 40 degrés, mais alors on ne doit laisser les pièces dans le mélange que de 30 à 40 heures.

Au sortir du mélange, les pièces sont lavées rapidement à l'eau distillée, puis portées dans un bain de nitrate d'argent à 0,75 o/o. Il se forme un précipité de chromate d'argent qui, si la fixation a été bonne, se dépose dans les différents éléments qui entrent dans la constitution du système nerveux central.

Dans ses premières publications Ramón y Cajal dit, à deux reprises différentes (1), que l'addition de quelques gouttes d'acide formique au bain d'argent favorise considérablement la réduction. C'est là un détail qui semble avoir passé inaperçu. Kölliker n'en parle pas quand il décrit la méthode qu'il a suivie, et nous-même nous l'ignorions encore au moment où nous avons fait nos recherches sur la muqueuse olfactive. C'est assez dire que le dépôt du sel d'argent dans les éléments nerveux n'est pas nécessairement lié à la présence d'un acide. Cependant l'addition d'un peu d'acide formique, par exemple, favorise considérablement la réduction; elle la rend plus complète, plus parfaite et, sous son action, les parties réduites prennent cette belle couleur noir d'ébène qui nous avait frappé en jetant un coup d'œil sur les préparations que Ramón y Cajal avait eu l'extrême obligeance de nous envoyer.

Mais cette addition d'acide formique doit être faite avec beaucoup de soin. Si on en ajoute trop, le chromate d'argent se dépose lentement dans le bain en paillettes cristallines brillantes, mais ne pénètre pas dans le tissu nerveux. L'absence de toute réduction et la formation de ces paillettes brillantes, nous l'avons souvent constatée par la simple addition de 1 à 2 c. c. d'acide formique par litre de solution de nitrate d'argent. Pour réussir presque à coup sûr, il suffit d'ajouter 1 goutte d'acide formique à 100 c. c.

(1) Ramón y Cajal : *Sobre las fibras nerviosas de la capa molecular del cerebelo;* Revista trimestrial, nº 2, p. 41, note, 1888. — *Contribución al estudio de la estructura de la médula espinal;* Ibid., nºs 3 et 4, p. 104, 1889.

de la solution du sel d'argent. Le précipité de chromate d'argent rouge et très fin se forme alors dès qu'on transporte les pièces dans le bain. Celles-ci y séjournent au moins 24 heures. Cependant, ainsi que nous l'avons fait remarquer ailleurs (1), un séjour prolongé dans le bain d'argent ne gâte pas du tout les pièces du système nerveux, pourvu que le précipité de chromate d'argent soit abondant et qu'on conserve le tout à l'obscurité. Dans ces conditions, nous avons encore obtenu tout récemment de superbes réductions dans le bulbe olfactif d'un chien de 9 jours, après un séjour de deux mois dans le nitrate d'argent.

Au sortir du bain d'argent, les pièces sont transportées pendant 15 à 20 minutes dans de l'alcool à 96°, puis, pendant un quart d'heure environ, dans de l'alcool absolu. On les laisse pendant le même laps de temps dans une solution assez diluée de celloïdine, on les fixe ensuite sur un morceau de liège et on laisse durcir la celloïdine dans de l'alcool à 70°. Avec ce procédé on peut couper les pièces environ une heure après leur sortie du bain d'argent. Les coupes passent de l'alcool à 96° dans la créosote; elles sont éclaircies dans l'essence de térébenthine, et montées dans la laque de Dammar dissoute dans le xylol. Ainsi que le recommande Ramón y Cajal, il est bon de faire sécher cette laque aussi rapidement que possible. Pour ce faire, nous laissons nos préparations pendant 24 heures dans une étuve à 40°.

## PREMIÈRE PARTIE.

### La Moelle Epinière.

Un des points les plus obscurs et les plus controversés de nos connaissances sur la structure interne de la moelle épinière, c'est la façon dont se comportent les fibres des nerfs périphériques à leur entrée dans la moelle, et les relations qui existent entre ces fibres et les cellules nerveuses de la substance grise. Les résultats fournis par la méthode de Golgi nous ont éclairé complétement sur ce point.

Le nerf spinal est un nerf mixte. Près de la moelle les fibres motrices se séparent des fibres sensitives, pour former les unes les racines antérieures, les autres les racines postérieures.

(1) A. Van Gehuchten : *Contributions à l'étude de la muqueuse olfactive chez les mammifères;* La Cellule, T. VI, 2e fasc., p. 395, 1890.

Les *fibres des racines antérieures* pénètrent directement dans la moelle, traversent horizontalement la substance blanche et entrent dans la substance grise. Là, chaque fibre de la racine antérieure se met en rapport avec une cellule nerveuse de la corne antérieure, et devient le prolongement cylindraxil de cette cellule. Les fibres nerveuses des racines antérieures ne sont donc que les prolongements cylindraxils de cellules nerveuses éparpillées dans la corne antérieure. C'est ce que His avait déjà affirmé en se basant sur des recherches embryologiques. Ces cellules qui donnent ainsi naissance aux fibres des racines antérieures ont été appelées par Ramón y Cajal et Kölliker : *Cellules radiculaires*.

La fig. **1** représente deux cellules radiculaires d'une moelle embryonnaire de poulet au 8e jour d'incubation. Chacune de ces cellules présente un grand nombre de prolongements protoplasmatiques et un prolongement cylindraxil. Celui-ci traverse la substance blanche et devient fibre constitutive de la racine antérieure.

Chez l'adulte ces cellules radiculaires, beaucoup plus volumineuses, présentent souvent des caractères particuliers. Dans la fig. **2** se trouvent dessinées dans une même coupe deux cellules radiculaires de la moelle dorsale d'un chien nouveau-né. Elles proviennent d'une préparation que Ramón y Cajal a bien voulu nous envoyer. La cellule *a* ressemble entièrement à celle dessinée par Ramón y Cajal dans une de ses publications (1). On peut y distinguer avec le professeur de Barcelone trois groupes de prolongements protoplasmatiques.

1° *Un groupe interne*. Ces prolongements se dirigent en dedans et traversent le cordon antérieur; là, chacun d'eux se termine par une touffe de branches plus grêles qui passent par la commissure antérieure, et s'étendent jusque dans la substance grise de la corne antérieure du côté opposé. Ces branches terminales, en s'entrecroisant dans la commissure antérieure avec des branches analogues venues du côté opposé, forment une véritable commissure protoplasmatique. Cette commissure n'est formée que par les prolongements internes de cellules radiculaires occupant la partie médiane de la corne antérieure. Lorsque la cellule radiculaire se trouve dans la partie latérale de la corne, ses prolongements internes n'atteignent pas la commissure. Il en est ainsi pour la cellule *b* de la même figure.

(1) Ramón y Cajal : *Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamiferos*, fig. 1a. Barcelone, 1890.

2° *Un groupe antéro-externe.* Ces prolongements se dirigent en dehors, et chacun d'entre eux se termine aussi par une touffe de branches plus grêles. Dans la figure qui accompagne le travail de Ramón y Cajal, ces branches terminales s'étendent très loin dans la substance blanche jusque près de la périphérie de la moelle. Dans notre fig. **2** ces prolongements restent dans la substance grise.

Du milieu de ces prolongements antéro-externes sort le prolongement cylindraxil, *cy*.

D'après Golgi, le prolongement cylindraxil de toute cellule nerveuse émet des branches collatérales. Pour les cellules radiculaires Ramón y Cajal n'a vu ces collatérales du prolongement cylindraxil que 5 ou 6 fois. Pas plus que Kölliker, nous n'avons eu jusqu'ici la bonne fortune d'en rencontrer dans nos préparations.

3° *Un groupe antéro-postérieur.* Ces prolongements sont très longs en même temps que très épais; ils se terminent librement dans la substance grise, après s'être divisés une ou deux fois, mais ne présentent pas les touffes terminales caractéristiques des prolongements internes et antéro-externes.

Dans la moelle cervicale d'un jeune chat de deux jours nous avons retrouvé des cellules radiculaires appartenant au même type, seulement les branches terminales des prolongements internes et antéro-externes sont beaucoup moins nombreuses, fig. **49.**

Les *fibres des racines postérieures*, avant d'arriver à la moelle, traversent le ganglion spinal. Nous savons par les belles recherches de His (1) que la plupart des fibres des racines postérieures ont leur cellule d'origine dans ce ganglion. Aussi Edinger (2) fait-il remarquer à juste titre, que les racines postérieures ne peuvent être considérées ni morphologiquement, ni physiologiquement comme les homologues des racines antérieures. Celles-ci, en effet, ne renferment que des fibres périphériques, celles-là au contraire sont formées, en majeure partie du moins, de fibres centrales. Cette restriction est nécessaire, car l'étude des dégénérescences, survenues dans le bout périphérique des racines postérieures après leur section en dedans et en dehors du ganglion, nous a appris que quelques fibres nerveuses des racines postérieures ont leur cellule d'origine dans la moelle.

---

(1) His : *Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln*; Abhandl d, mathem.-phys. Classe d. Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., 1886, p. 490-491.

(2) Edinger : *Ueber die Fortsetzung der hinteren Rückenmarkswurzeln zum Gehirn*; Anatom. Anz., Jahrg. IV, n° 4. p. 121-128, 1889. — *Einiges vom Verlauf der Gefühlsbahnen im centralen Nervensysteme*; Sonderabdr. aus der « Deutschen Medicin. Wochenschrift », 1890, n° 20, p. 2.

Ramón y Cajal a confirmé ces faits par l'observation directe. Sur des moelles embryonnaires de poulet traitées par la méthode rapide de Golgi, il a trouvé dans le ganglion spinal des cellules nerveuses bipolaires, en rapport d'une part avec la fibre nerveuse périphérique, et de l'autre avec la fibre nerveuse centrale et, à côté de ces cellules, des fibres qui ne faisaient que traverser le ganglion pour se rendre directement à la moelle. Nous avons obtenu la même réduction sur une moelle embryonnaire de poulet au 8me jour d'incubation.

Chez les mammifères les cellules nerveuses du ganglion spinal sont unipolaires, c'est-à-dire qu'elles n'ont qu'un seul prolongement cylindraxil. Mais celui-ci, à une certaine distance du corps cellulaire, se divise en deux (tube nerveux en T de Ranvier), ainsi que Ranvier (1) l'a signalé le premier pour les cellules ganglionnaires du lapin. En appliquant la méthode rapide de Golgi sur des moelles de jeunes rats, Ramón y Cajal a confirmé tout récemment (2) l'existence de ces cellules en T de Ranvier. Le dépôt de chromate d'argent semble se faire difficilement dans les cellules ganglionnaires; en outre la coloration est presque toujours incomplète. En augmentant la proportion d'acide osmique du mélange (ac. osmique à 1 o/o 10 parties, bichromate de potasse à 3 o/o, 20 parties), et en employant pendant 1 à 2 jours une température de 28 à 30 degrés, Ramón y Cajal a obtenu quelques résultats dans les ganglions spinaux de rats âgés de quelques jours. Outre les cellules unipolaires, dont le prolongement cylindraxil se bifurque à une distance variable du corps cellulaire et donne naissance à une fibre centrale et à une fibre périphérique, le professeur de Barcelone a rencontré dans ces ganglions des fibres nerveuses plus grêles se terminant dans le ganglion en enveloppant le corps des cellules ganglionnaires par leurs branches terminales. Il pense que ces fibres proviennent du sympathique. Nous avons employé le mélange osmio-bichromique ordinaire sur des moelles de quatre jeunes rats, en accélérant la fixation par une température de 35 à 40 degrés. Après 40 heures nous avons obtenu des résultats assez satisfaisants. Nos figures **11**, **12** et **13** représentent trois de ces ganglions. Les cellules ganglionnaires fixent très difficilement le chromate d'argent, quelques-unes seulement sont colorées. Leur prolongement cylindraxil assez gros se dirige vers le centre du ganglion, et là se bifurque.

(1) Ranvier : Traité technique d'histologie, p. 799, 1889.

(2) Ramón y Cajal : *Sobre la existencia de terminaciones nerviosas pericelulares en los ganglios nerviosos raquidianos*, décembre, 1890.

Quelquefois les deux branches de bifurcation ont absolument la même épaisseur; mais, le plus souvent, la différence est manifeste : le prolongement périphérique est plus épais que le prolongement central. Celui-ci est quelquefois si grêle qu'il semble être une simple branche collatérale. Nous avons pu poursuivre les deux branches de bifurcation respectivement jusque dans le nerf périphérique et dans la racine postérieure, FIG. **13**. Nous n'avons pas rencontré dans nos ganglions les nerfs du sympathique formant plexus à l'entour du corps des cellules ganglionnaires; la réduction était sans doute trop imparfaite.

Sur la FIG. **11** nous avons cependant trouvé une fibre nerveuse se terminant librement dans le ganglion par quelques branches terminales.

Sur les moelles de souris blanches nouveau-nées nous avons obtenu les mêmes résultats, en laissant les morceaux dans le mélange fixateur pendant 36 à 48 heures à la température ambiante.

On trouve donc dans les racines postérieures deux espèces de fibres nerveuses : les unes, ce sont les plus nombreuses, ont leur cellule d'origine dans le ganglion spinal; les autres doivent avoir leur cellule d'origine dans la moelle épinière.

Les fibres qui proviennent d'une cellule du ganglion spinal pénétrent dans la moelle épinière, où elles se bifurquent en une branche ascendante et une branche descendante. La FIG. **4** représente quelques fibres des racines postérieures de la moelle dorsale d'un embryon de vache de 55 centimètres (1), présentant cette division en Y. Celle-ci se fait en un point quelconque de la substance blanche, située en arrière et un peu en dedans de la substance gélatineuse de ROLANDO, dans une zone intermédiaire entre le cordon postérieur et le cordon latéral, que KÖLLIKER appelle *zone marginale des cornes postérieures* (Randzone der Hinterhörner).

Les branches ascendantes et descendantes des fibres des racines postérieures vont devenir fibres constitutives du cordon postérieur. En montant et en descendant dans ce cordon, ces fibres émettent, à des distances variables, de fines branches collatérales (collatérales de connexion de RAMÓN Y CAJAL) qui se dirigent horizontalement en avant, traversent la substance gélatineuse de ROLANDO, se divisent et se subdivisent pour se terminer librement en un point quelconque de la substance grise, FIG. **5**, **18** et **19**. RAMÓN Y CAJAL a constaté ce fait, et, comme KÖLLIKER, nous avons

(1) Longueur de l'embryon depuis l'extrémité antérieure de la tête jusqu'à la base de la queue en suivant la courbure.

pu le vérifier, à savoir que, même avant de se bifurquer, les fibres des racines postérieures donnent déjà des branches collatérales. C'est ce qu'on peut voir sur la fibre *a* de la FIG. 4. Au point où les collatérales naissent des fibres du cordon, celles ci présentent toujours un petit renflement triangulaire.

Le mode de terminaison de ces branches collatérales est souvent très complexe, et les branches terminales d'une seule collatérale peuvent s'épanouir sur une très grande étendue. La FIG. 6 représente une collatérale du cordon postérieur prise dans la moelle lombaire (cône terminal) d'un embryon de vache de 55 ctm. Nous avons constaté que, dans cette région de la moelle, il existe sur la ligne médiane, entre le canal central et le septum médian dorsal, une zone triangulaire limitée en avant par le faisceau moyen de la commissure postérieure, *com*, FIG. 6 et 7, et latéralement par un faisceau épais de collatérales venant du cordon postérieur et s'étendant jusque dans la substance grise de la corne antérieure, FIG. 5, 6 et 7. Dans cette zone viennent se ramifier librement et s'entremêler en un plexus très serré un grand nombre de collatérales du cordon postérieur, FIG. 6 et 7. Toutes ces collatérales ne sont pas aussi richement ramifiées que celle de la FIG. 6. Le plus souvent chaque collatérale ne présente que 3 ou 4 branches terminales, FIG. 7. Dans cette même zone on trouve aussi de grandes cellules nerveuses dont nous avons pu poursuivre le prolongement cylindraxil jusque dans le cordon latéral, FIG. 5. Dans la FIG. 17 nous avons dessiné une autre collatérale du même cordon venant se terminer dans le plexus situé entre la corne postérieure et la substance gélatineuse de ROLANDO.

Mais toutes les fibres des racines postérieures n'ont pas leur cellule d'origine dans le ganglion spinal. Quelques-unes, en petit nombre il est vrai, traversent simplement le ganglion. Arrivées dans la moelle elles ne se bifurquent pas, mais entrent directement dans la substance grise. RAMÓN Y CAJAL a pu les poursuivre jusque dans la corne antérieure. Il soupçonne qu'elles doivent avoir là leur cellule d'origine. V. LENHOSSEK prétend avoir vu ces fibres se terminer dans une cellule nerveuse de la corne antérieure, dans la moelle du poulet au 5$^{me}$ jour d'incubation (1). Si ce fait se vérifie, on doit admettre, ainsi que le remarque KÖLLIKER, l'existence dans la racine postérieure de fibres à action centrifuge.

(1) V. LENHOSSEK : *Ueber Nervenfasern in hinteren Wurzeln welche aus dem Vorderhorn entspringen;* Anat. Anz., n° 13, 1890.

Mais comment se comportent ultérieurement dans le cordon postérieur les branches ascendantes et descendantes qui proviennent des fibres des racines postérieures? Quand on examine attentivement une coupe longitudinale d'une moelle embryonnaire traitée par la méthode de Golgi, il n'est pas rare de voir les fibres constitutives du cordon postérieur, après avoir émis quelques branches collatérales, se recourber sur elles-mêmes à angle droit, devenir fibres horizontales et se terminer librement dans la substance grise. Ajoutons à cela que le cordon postérieur diminue de volume au fur et à mesure qu'on se rapproche du cône terminal. S'il en est ainsi, on doit admettre nécessairement que les branches descendantes ne persistent pas dans le cordon postérieur sur toute la longueur de la moelle, mais qu'après un trajet variable toutes ces branches se recourbent à angle droit et se terminent librement dans la substance grise.

Les branches ascendantes peuvent, d'après Kölliker, se comporter de deux façons : ou bien, comme les branches descendantes, elles se recourbent et se terminent dans la moelle, après avoir été pendant quelque temps fibres constitutives du cordon postérieur. C'est ainsi que dans sa fig. 6 Kölliker a représenté quelques fibres longitudinales, dont deux se recourbent pour se terminer dans la substance grise : l'une est nécessairement une fibre ascendante et l'autre une fibre descendante. Kölliker en tire la conclusion que, parmi les fibres ascendantes du cordon postérieur, quelques-unes au moins représentent des voies courtes et ne s'étendent pas jusqu'à la moelle allongée (1). Mais comme le cordon postérieur augmente de volume au fur et à mesure qu'on se rapproche de la moelle allongée, on doit nécessairement admettre que la plupart des fibres ascendantes du cordon postérieur sont des voies longues, qu'elles traversent toute la longueur de la moelle pour se terminer dans une masse grise des centres nerveux supérieurs, peut-être dans le noyau du cordon de Goll et le noyau du cordon de Burdach, à la partie inférieure de la moelle allongée. Des recherches ultérieures éclairciront sans aucun doute ce problème. Jusqu'ici on n'a pu poursuivre les fibres ascendantes chez l'embryon que sur une longueur de quelques millimètres. Ce qui correspondrait d'après les observations de Ramón y Cajal et de Kölliker à une longueur de 6 à 7 cent. chez l'adulte.

(1) Nous devons faire remarquer cependant que, dans le texte, Kölliker considère la fig. 6 comme représentant des fibres du cordon *postérieur* (p. 14 et 15 du tiré à part); tandis que, dans l'explication des planches, la fig. 6 est censée représenter des fibres du cordon *latéral* d'un lapin nouveau-né (p. 51).

Les fibres du cordon postérieur ont donc une origine parfaitement établie. Recherchons maintenant l'origine des fibres du cordon antéro-latéral.

L'étude des phénomènes de dégénérescence secondaire consécutifs à une section transversale complète, ou à une lésion intéressant toutes les fibres de la substance blanche, a révélé depuis longtemps qu'il existe dans le cordon antéro-latéral deux faisceaux de fibres nerveuses qui, une fois interrompus, présentent toujours la dégénérescence secondaire *descendante*. On les a appelés : *faisceau pyramidal du cordon latéral* et *faisceau pyramidal du cordon antérieur*. On suppose que ces faisceaux renferment les fibres motrices qui ont leur cellule d'origine dans la couche corticale grise du cerveau. Dans l'état actuel de nos connaissances, on peut admettre que ces fibres ne sont que les prolongements cylindraxils de certaines cellules nerveuses pyramidales de la couche corticale grise du cerveau. En descendant le long de la moelle ces fibres émettent aussi de fines branches collatérales qui entrent dans la substance grise et s'y terminent librement par des arborisations. Ces faisceaux diminuent de volume de haut en bas, probablement parce que à chaque niveau plusieurs de ces fibres se recourbent à angle droit pour se terminer librement dans la substance grise, comme une simple branche collatérale.

Toutes les autres fibres qui entrent dans la constitution du cordon antéro-latéral ne sont que les prolongements cylindraxils de cellules nerveuses de la substance grise de la moelle elle-même.

D'après les observations de Golgi, Ramón y Cajal, Kölliker et les nôtres, on peut distinguer dans la substance grise de la moelle deux espèces de cellules nerveuses :

1° Des cellules dont le prolongement cylindraxil, se divisant et se subdivisant à une petite distance du corps cellulaire, perd son individualité et ne devient pas cylindre-axe d'une fibre nerveuse.

Nos fig. **8** et **9** représentent deux de ces cellules, *à cylindre-axe court*, comme les appelle Ramón y Cajal, provenant de la corne postérieure d'une moelle embryonnaire de vache. Ces cellules se trouvent presque exclusivement dans la corne postérieure. Golgi les considère comme des *cellules sensitives*, et il admet que les ramifications du prolongement cylindraxil prennent part à la formation d'un réseau nerveux diffus et continu existant partout dans la substance grise. De ce même réseau proviendraient, selon lui, les fibres sensitives. Nous admettons avec Ramón y

Cajal et Kölliker que ce réseau nerveux n'existe pas, que les collatérales des fibres sensitives et ces fibres sensitives elles-mêmes se terminent librement dans la substance grise, de même que les ramifications des cellules nerveuses à cylindre-axe court.

2° Des cellules nerveuses dont le prolongement cylindraxil conserve son individualité sur une étendue assez considérable, et devient cylindre-axe d'une fibre nerveuse. Ce sont les *cellules motrices* de Golgi, les *cellules à cylindre-axe long* de Ramón y Cajal. Golgi, le premier, a démontré ce fait important que, contrairement aux idées reçues, le prolongement cylindraxil (prolongement nerveux ou prolongement de Deiters) de ces cellules émet toujours quelques branches collatérales qui rentrent dans la substance grise. Avec Ramón y Cajal et Kölliker nous pouvons confirmer ce fait, au moins pour les *cellules nerveuses des cordons* dont nous parlerons plus loin. Ces collatérales se terminent aussi librement dans la substance grise.

Les cellules *à cylindre-axe long* se subdivisent elles-mêmes en deux groupes :

*a*) *Les cellules radiculaires*, fig. **1** et **2**.

*b*) *Les cellules des cordons*. Celles-ci occupent toutes les régions de la substance grise; leur prolongement cylindraxil va devenir fibre constitutive du cordon antéro-latéral.

Ce prolongement peut se rendre dans le cordon antéro-latéral du même côté, ou bien dans celui du côté opposé. Dans ce dernier cas, il passe par la commissure blanche, où il s'entrecroise avec les prolongements venus des cellules du côté opposé. Ramón y Cajal appelle les cellules nerveuses d'où proviennent ces prolongements des *cellules commissurales*, fig. **10**, *a*, et fig. **15**, *a*.

En traversant la substance grise, la plupart des prolongements cylindraxils de ces cellules des cordons donnent quelques branches collatérales, fig. **15**. Pour les cellules commissurales ces collatérales naissent le plus souvent ou dans la commissure ou dans le cordon antérieur du côté opposé de la moelle, fig. **16**, *a*, *b*, *c*.

La fig. **10** représente une coupe transversale d'embryon de poulet au 8e jour d'incubation, et les fig. **15**, et **16**, deux coupes de la moelle lombaire d'un embryon de vache dans lesquelles nous avons réuni des cellules des cordons prises sur différentes coupes et montrant les différentes façons dont peut se comporter le prolongement cylindraxil. Dans la

FIG. **16**, *a*, on voit le prolongement cylindraxil d'une cellule commissurale se diviser dans la commissure et donner trois branches, qui vont devenir, à des endroits différents, fibres constitutives ou du cordon antérieur ou du cordon latéral.

Arrivé dans la substance blanche, le prolongement cylindraxil peut se comporter différemment. Ou bien il se recourbe simplement et devient fibre ascendante; ou bien il se bifurque et donne une branche ascendante et une branche descendante; ou bien encore il se divise en deux, FIG. **15**, *a*, *b*, *c*; ou trois branches, FIG. **16**, *a*, qui deviennent toutes fibres constitutives du cordon correspondant.

Cette division du prolongement cylindraxil se fait souvent dans la substance grise; l'une des branches peut alors devenir fibre longitudinale du cordon antéro-latéral du même côté, l'autre passer par la commissure pour se rendre dans le cordon antéro-latéral opposé, FIG. **10**, *e*; parfois aussi les deux ou trois branches restent toutes du même côté de la moelle, et se rendent l'une, dans le cordon latéral et l'autre dans le cordon antérieur, FIG. **15**.

RAMÓN Y CAJAL a vu des cellules nerveuse de la substance grise dont le prolongement cylindraxil devient fibre constitutive du cordon postérieur. Pas plus que KÖLLIKER, nous n'avons eu la bonne fortune de les rencontrer.

Quelle que soit la façon dont se comporte le prolongement cylindraxil, une chose est certaine : il va donner naissance à une ou à plusieurs fibres du cordon antéro-latéral. Et toutes ces fibres en montant ou en descendant dans la moelle se comportent comme celles du cordon postérieur, c'est-à-dire qu'à des distances variables elles émettent des branches collatérales qui entrent dans la substance grise, où elles se terminent librement. La FIG. **3** représente une coupe longitudinale du cordon antérieur d'un embryon de poulet au 12$^{e}$ jour d'incubation. On y voit le mode particulier suivant lequel naissent les branches collatérales : à leur origine on trouve toujours sur la fibre longitudinale un petit épaississement triangulaire. Les collatérales du cordon postérieur et du cordon latéral naissent d'une façon analogue.

Des collatérales rayonnent donc dans la substance grise de toutes les fibres de la substance blanche, et, chose importante, toutes ces collatérales se divisent et se subdivisent pour se terminer librement dans les différentes régions de la substance grise. Aussi, sur des préparations où la réduction a été quelque peu complète, toutes ces fibrilles nerveuses entremêlées forment-elles des plexus inextricables, FIG. **5, 18** et **19**. A l'aide de semblables préparations il est impossible de se faire une idée de la façon dont ces col-

latérales se terminent. Pour voir manifestement et avec toute la netteté désirable que ces collatérales restent indépendantes les unes des autres, c'est-à-dire ne s'anastomosent pas entre elles et se terminent librement dans la substance grise, on doit avoir recours ou à des moelles embryonnaires très jeunes où l'on peut assister au développement de ces collatérales et voir que, primitivement, elles sont indépendantes, FIG. **10**, ou à des moelles dans lesquelles les collatérales sont complétement développées, mais où la réduction ne s'est faite que sur un nombre très restreint, comme c'était le cas pour les collatérales dessinées dans la FIG. **16**, et provenant de plusieurs coupes distinctes. Il en est de même pour la collatérale représentée dans la FIG. **17**; émanant du cordon postérieur, après avoir traversé la substance gélatineuse de ROLANDO, elle se termine librement et d'une façon assez compliquée à la limite de la substance de ROLANDO et de la corne postérieure, dans ce que KÖLLIKER a appelé : *plexus de la substance gélatineuse*.

Les collatérales du cordon antérieur, FIG. **16**, *d*, se rendent dans toutes les régions de la substance grise, et s'étendent même jusque dans la corne postérieure. Quelques-unes passent par la commissure antérieure pour se terminer dans la substance grise du côté opposé. La FIG. **14** offre un bel exemple d'une collatérale de ce genre. Née dans le cordon antérieur, elle traverse celui-ci d'avant en arrière, tout en émettant des branches latérales qui se divisent et se subdivisent dans la substance blanche pour se terminer dans la substance grise du même côté. La collatérale passe alors par la commissure et se termine par une touffe de branches dans la substance grise du côté opposé.

Les collatérales du cordon latéral se rendent dans toutes les régions de la substance grise. Elles sont souvent très longues, s'étendant depuis les fibres les plus externes du cordon latéral jusque dans les parties les plus internes de la corne antérieure. Plusieurs d'entre elles vont même plus loin. Sur des coupes de la moelle lombaire et dorsale d'un embryon de vache de 55 cm., nous avons pu poursuivre des collatérales du cordon latéral, à travers le faisceau moyen de la commissure postérieure, jusque dans les parties les plus externes du plexus de la substance gélatineuse du côté opposé de la moelle, FIG. **16** et **18**.

Dans les parties les plus profondes de la commissure antérieure, immédiatement au-devant du canal central, on trouve un certain nombre de fines fibrilles, FIG. **20**, *a*, décrivant dans cette commissure des courbes à

concavité postérieure, ainsi que Ramón y Cajal l'a déjà représenté dans la fig. 5, *a*, d'une de ses publications (1).

Ce savant pense qu'il s'agit ici de collatérales du cordon antéro-latéral, s'entrecroisant dans la commissure. Sur des coupes de la moelle lombaire d'un chat nouveau-né, nous avons pu poursuivre quelques-unes de ces fines fibrilles jusque près du cordon latéral. Nous les considérons également comme des collatérales du cordon latéral. Cependant toutes les fibrilles que l'on trouve ainsi au devant du canal central ne sont pas des collatérales; un certain nombre d'entre elles ne sont souvent que des prolongements protoplasmatiques longs et grêles de cellules de neuroglie placées dans le voisinage du canal central, ainsi qu'on le voit sur la fig. **52**.

La commissure blanche ou antérieure de la moelle a donc une structure assez complexe. Elle est formée par l'entrecroisement :

1° Des prolongements protoplasmatiques internes de certaines cellules radiculaires, fig. **2** et **49**.

2° Des prolongements cylindraxils des cellules commissurales, fig. **10**, **15** et **16**.

3° De plusieurs collatérales du cordon antérieur, fig. **14**.

4° Enfin de quelques collatérales du cordon latéral, fig. **20**.

De plus, elle est riche en cellules de neuroglie, remarquables par leurs nombreux prolongements protoplasmatiques longs et grêles, fig. **52**, et elle est traversée dans le sens antéro-postérieur par les prolongements périphériques des cellules épendymaires qui s'étendent jusqu'au fond du sillon longitudinal médian antérieur, fig. **20** et **52**.

Les collatérales du cordon postérieur se terminent, tantôt dans la substance gélatineuse de Rolando, ainsi que Kölliker l'a fait remarquer, et comme le montrent quelques collatérales de notre fig. **16**; tantôt dans la corne postérieure à la limite de la substance de Rolando et de la substance spongieuse, où ces collatérales sont tellement abondantes qu'elles forment un plexus serré et compact, le plexus de la substance gélatineuse (Kölliker). Elles se terminent également dans la colonne de Clarke, où arrivent aussi des collatérales du cordon latéral, ainsi que dans la région moyenne de la substance grise. Quelques faisceaux des plus internes se rendent même jusque dans la corne antérieure, *collatérales sensitivo-motrices* de Ramón y Cajal.

(1) Ramón y Cajal : *Nuevas observaciones.....*, p 16.

Toutes ces collatérales traversent la substance gélatineuse de Rolando en faisceaux très épais. Ce sont comme des rayons venant du bord convexe de la substance gélatineuse et se rendant toutes vers la substance grise de la corne postérieure, fig. **18** et **19**.

Latéralement les collatérales contournent la substance gélatineuse de Rolando et se rendent vers le plexus commun. Un grand nombre de collatérales du cordon postérieur passent même par la commissure postérieure pour se rendre dans la substance grise du côté opposé, fig. **16**, **18** et **19**.

En somme, partout où existent des cellules nerveuses, on voit des collatérales de presque tous les cordons venir se terminer et envelopper par leurs arborisations le corps de ces cellules. C'est ainsi que, dans la moelle lombaire (cône terminal) d'un embryon de vache, nous avons trouvé un amas de cellules nerveuses dans une zone médiane comprise entre le canal central et le septum médian dorsal; nous avons vu aussi des collatérales des cordons postérieurs et latéraux y former un plexus assez serré, fig. **5**, **6** et **7**.

D'après les observations de Ramón y Cajal, la commissure postérieure présente, chez le chien nouveau-né, trois faisceaux de collatérales entrecroisées : un faisceau *postérieur* situé immédiatement au-devant des cordons postérieurs et provenant de collatérales de ces cordons; un faisceau *antérieur* tout près du canal central, dont l'origine est incertaine; et un faisceau *moyen* plus considérable traversant les colonnes de Clarke et se terminant dans les parties latérales du plexus de la substance gélatineuse. Ces collatérales proviennent en partie du cordon latéral; pour le reste leur origine est douteuse.

Kölliker n'a trouvé qu'un seul faisceau chez le chat nouveau-né, ainsi que chez le chien, surtout bien développé dans la moelle allongée au niveau de la décussation des pyramides. Dans la plupart des embryons de mammifères qu'il a examinés, il n'a pu retrouver une commissure postérieure; il ne veut pas toutefois pour cela nier son existence.

Dans la moelle dorsale d'un embryon de vache de 55 cm., nous avons retrouvé les trois faisceaux décrits par Ramón y Cajal chez le chien nouveau-né. Le faisceau antérieur est peu développé, il est formé de fines fibrilles à concavité antérieure, dont nous n'avons pu poursuivre ni l'origine, ni la terminaison, fig. **18**.

Le faisceau moyen est très volumineux; il s'étend entre les parties latérales du plexus de la substance gélatineuse en traversant les colonnes

de Clarke et décrivant entre les deux colonnes une légère courbure à concavité postérieure. Les collatérales de ce faisceau proviennent à la fois et du cordon latéral et du cordon postérieur. Nous avons pu poursuivre sur plusieurs coupes des collatérales du cordon latéral dans le faisceau moyen de la commissure postérieure, jusque au-delà de la ligne médiane, fig. **16**. Les collatérales du cordon postérieur, que nous avons vues entrer dans ce même faisceau, proviennent de cette région de la substance blanche appelée par Kölliker zone marginale des cornes postérieures. La collatérale, dessinée dans la fig. **16**, *e*, traverse la substance gélatineuse de Rolando, se recourbe au niveau du plexus de la substance spongieuse, donne à ce plexus quelques branches collatérales, puis entre dans le faisceau moyen pour se terminer dans les parties latérales du même plexus du côté opposé de la moelle.

Nous avons vu un troisième élément entrer dans la constitution de ce faisceau moyen : c'est une branche provenant d'un prolongement cylindraxil d'une cellule des cordons. Nous l'avons dessiné dans la fig. **15**, *d*. Cette branche nous semble être plutôt une bifurcation qu'une collatérale de ce prolongement cylindraxil; malheureusement un peu au-delà de la ligne médiane, elle était sectionnée, de sorte que nous ne pouvons dire si cette branche se rendait réellement dans le cordon latéral ou bien si elle se terminait dans la substance grise.

Le faisceau postérieur est aussi très serré. Les collatérales qui le constituent proviennent surtout des fibres externes du cordon postérieur, et se terminent aussi dans le plexus de la substance gélatineuse. Sur des coupes de la moelle dorsale, où les collatérales de ce faisceau postérieur ne sont pas réduites, on voit nettement que la substance gélatineuse de Rolando, qui entoure la corne postérieure, forme aussi une zone très étroite au-dessus de la colonne de Clarke. C'est dans cette zone que se fait l'entrecroisement des collatérales du faisceau postérieur.

Sur des coupes de la moelle lombaire (cône terminal) du même embryon, nous n'avons rencontré le plus souvent qu'un seul faisceau commissural très développé, le faisceau moyen, fig. **5**. Cette commissure n'est pas continue dans toute la longueur de la moelle, mais, comme l'a fait remarquer Kölliker, elle est formée de faisceaux distincts superposés.

Quelquefois, cependant, même dans la région lombaire, on trouve quelques traces du faisceau postérieur : témoin la fig. **6**, dans laquelle, au-devant des cordons postérieurs, on voit une collatérale de ces cordons passer la ligne médiane.

Au niveau du renflement lombaire de la moelle d'un chat nouveau-né, nous avons retrouvé la commissure postérieure; mais ici elle n'est formée que d'un seul faisceau qui passe la ligne médiane au-devant de la substance blanche des cordons postérieurs, FIG. 19.

Nous avons constaté l'existence de ce faisceau moyen dans la moelle lombaire d'un rat de quelques jours. Aussi, croyons-nous avec RAMÓN Y CAJAL que la commissure postérieure existe d'une façon constante dans la moelle des mammifères.

De cette étude de la structure de la moelle épinière il ressort évidemment que les cellules nerveuses ne s'anastomosent pas entre elles par leurs prolongements protoplasmatiques, ainsi que GOLGI l'a prouvé depuis longtemps; qu'elles ne prennent pas part non plus à la formation d'un réseau nerveux quelconque ni par leurs prolongements protoplasmatiques, ni par leur prolongement cylindraxil. Mais toute cellule nerveuse avec tous ses prolongements forme un élément indépendant, un tout autonome, une espèce d'unité nerveuse.

Cette indépendance des éléments nerveux les uns vis-à-vis des autres a d'ailleurs été prouvée embryologiquement par les belles recherches de HIS. Ce savant a montré qu'une cellule nerveuse avec tous ses prolongements provient uniquement de la transformation d'un *neuroblaste*.

C'est là un fait de la plus haute importance.

Quand on recherche dans les livres classiques quels sont les éléments constitutifs du tissu nerveux, on constate que partout on considère les cellules nerveuses et les fibres nerveuses comme deux choses absolument distinctes et tout à fait indépendantes. Cela est tellement vrai que, pendant de longues années, les auteurs se sont efforcés de rechercher le mode d'union et le mode d'action des fibres nerveuses et des cellules nerveuses. Des nouvelles notions sur la structure des centres nerveux, il résulte clairement que les fibres nerveuses et les cellules nerveuses ne sont pas des éléments distincts : la fibre nerveuse considérée en elle-même et dans sa partie essentielle, le cylindre-axe, n'est pas un élément nerveux, pas plus que les prolongements protoplasmatiques des cellules nerveuses : elle n'est qu'un prolongement cylindraxil. La cellule nerveuse en elle-même n'est pas non plus un élément nerveux, on ne peut la séparer ni de ses prolongements protoplasmatiques, si ceux-ci existent (1), ni de son prolongement cylindraxil. Le

(1) Cette restriction est nécessaire parce que les éléments nerveux des ganglions spinaux sont dépourvus de prolongements protoplasmatiques.

seul et unique élément nerveux, c'est la cellule nerveuse avec tous ses prolongements.

Les éléments nerveux, ainsi compris, varient à l'infini et dans leur forme, et dans leur volume, et dans la disposition et la richesse des prolongements protoplasmatiques ; un seul de leurs caractères semble constant et permet de distinguer un élément nerveux de tout autre élément : c'est l'existence d'un prolongement cylindraxil.

Ce prolongement cylindraxil a des caractères particuliers assez difficiles à décrire, mais qui permettent cependant de le reconnaître au premier abord, quel que soit le nombre des prolongements protoplasmatiques dont est pourvue la cellule nerveuse. Il naît directement du corps cellulaire ou provient, à une distance quelquefois très grande de celui-ci, de l'un ou l'autre des prolongements protoplasmatiques. Avant de faire nous-même des recherches avec la méthode de Golgi, nous nous sommes souvent demandé, en examinant les cellules nerveuses dessinées dans les travaux de Golgi et de ses élèves, pourquoi tel prolongement déterminé, coloré en rouge par l'auteur, était le prolongement cylindraxil, alors qu'il ne semblait différer par aucun de ses caractères des prolongements voisins, et que bien souvent l'un ou l'autre de ceux-ci, plus long ou plus volumineux, en imposait au premier abord. Cette même remarque, nous l'avons entendu formuler bien des fois par plusieurs de nos collègues.

Il nous serait difficile d'y répondre. Le prolongement cylindraxil, à notre avis, se distingue surtout des prolongements protoplasmatiques par la netteté de ses contours et par son trajet régulier. Tandis que les prolongements protoplasmatiques sont le plus souvent irréguliers et en quelque sorte déchiquetés sur les bords, et diminuent insensiblement de volume au fur et à mesure que l'on s'éloigne du corps cellulaire, le prolongement cylindraxil a des contours nets et réguliers, il est comme taillé à l'emporte-pièce. Émet-il une branche collatérale, se bifurque-t-il, on trouve toujours au point de division un petit épaississement triangulaire à contours réguliers comme le cylindre-axe lui-même. De plus, il conserve plus longtemps son diamètre primitif. D'ailleurs l'unique moyen de se familiariser avec les caractères du prolongement cylindraxil au point de le retrouver sans la moindre difficulté au milieu des prolongements protoplasmatiques d'une cellule nerveuse et de contrôler en même temps les dessins des auteurs, c'est de faire soi-même quelques essais avec la méthode de Golgi. Quel-

ques bonnes réductions suffisent pour convaincre les plus sceptiques des caractères tout à fait particuliers du prolongement cylindraxil. Ce dernier se comporte partout de la même façon : il finit librement par une ou plusieurs branches terminales. Mais ici, encore une fois, on trouve la plus grande variété dans les détails. Il y a des cellules nerveuses dont le prolongement cylindraxil est court et se termine tout près du corps cellulaire; il y en a d'autres dont le prolongement cylindraxil s'étend sur une longueur considérable : tel, par exemple, le prolongement cylindraxil d'une cellule radiculaire, qui s'étend depuis la substance grise de la moelle jusqu'au muscle périphérique; mais cette distinction morphologique n'est pas suffisamment tranchée pour y voir, avec Golgi, la marque d'une distinction physiologique; ce ne sont là que deux formes extrêmes entre lesquelles on trouve toute une série de formes intermédiaires.

Tout le système nerveux central se réduit donc, en dernière analyse, à une superposition d'éléments nerveux indépendants les uns des autres.

Parmi les éléments nerveux à cylindre-axe long, on peut facilement distinguer deux types qui frappent au premier abord.

Les uns présentent leur corps cellulaire dans les parties supérieures de l'axe cérébro-spinal, tandis que leur prolongement cylindraxil descend pour se terminer librement plus bas. Les autres ont leur corps cellulaire dans les régions inférieures du système nerveux central, tandis que leur prolongement cylindraxil, se dirigeant en sens inverse des premiers, va se terminer librement dans des centres plus élevés. Au premier groupe appartiennent, par exemple, les cellules pyramidales de la couche corticale grise du cerveau, dont les prolongements cylindraxils vont constituer les voies pyramidales et se terminer librement à un point quelconque de la substance grise de l'axe cérébro-spinal; ou encore les cellules radiculaires de la corne antérieure de la moelle, dont les prolongements cylindraxils se rendent aux organes périphériques. Dans ces éléments nerveux la conduction est nécessairement *centrifuge*, en même temps que *cellulifuge*.

Dans le second groupe se rangent, sans aucun doute, un certain nombre de *cellules des cordons* dont le prolongement cylindraxil, arrivé dans le cordon antéro-latéral, se recourbe pour devenir fibre ascendante. La conduction y est à la fois *centripète* et *cellulifuge*. On peut y faire rentrer à la rigueur, les éléments nerveux des ganglions spinaux dont les prolongements cylindraxils forment les racines postérieures. Chez les oiseaux ces éléments nerveux sont bipolaires, ils ont un prolongement cylindraxil périphérique

et un prolongement cylindraxil central(1). Chez les mammifères les éléments nerveux du ganglion spinal ont un seul prolongement cylindraxil qui se bifurque en donnant un prolongement périphérique et un prolongement central. Dans les deux cas le prolongement central se termine librement dans la substance grise de la moelle. La conduction y est *centripète* et *cellulifuge*. Dans le prolongement périphérique au contraire elle est à la fois *centripète* et *cellulipète*.

Les éléments nerveux sensoriels font également partie de ce groupe : telles sont les cellules bipolaires de la muqueuse olfactive dont la nature nerveuse a été démontrée, à l'aide de la méthode de Golgi, par les observations de Grassi et Castronovo, de Ramón y Cajal et les nôtres : le prolongement cylindraxil de ces cellules nerveuses se termine librement dans le glomérule olfactif; telles sont encore les cellules ganglionnaires de la rétine dont le prolongement nerveux, chez les oiseaux, se termine librement dans les couches optiques (Ramón y Cajal). Dans tous ces éléments la conduction est *centripète*.

---

(1) Il nous semble difficile d'admettre l'hypothèse, très ingénieuse d'ailleurs, de Ramón y Cajal(1., d'après laquelle le prolongement périphérique serait un prolongement protoplasmatique, tandis que le prolongement central représenterait le véritable prolongement nerveux. Ramón y Cajal est arrivé à cette hypothèse en comparant, par exemple, les éléments bipolaires de la muqueuse olfactive aux éléments des ganglions spinaux. Mais si cette comparaisou est possible pour les éléments nerveux des ganglions spinaux des oiseaux, elle ne l'est plus quand on s'adresse aux éléments nerveux des ganglions spinaux des mammifères. Ici, nous trouvons un seul prolongement cylindraxil qui, à une distance quelquefois très grande du corps cellulaire, se bifurque, non pour donner un prolongement protoplasmatique périphérique et un prolongement cylindraxil central, comme Ramón y Cajal semble disposé à l'admettre, mais, à notre avis, pour donner deux prolongements cylindraxils qui tous deux vont devenir le cylindre-axe d'un nerf périphérique.

L'idée de considérer le prolongement périphérique comme un prolongement protoplasmatique est ingénieuse en ce sens qu'elle lèverait toute difficulté pour établir une différence sinon morphologique au moins fonctionnelle entre les prolongements protoplasmatiques et le prolongement cylindraxil. Les prolongements protoplasmatiques auraient la conduction *cellulipète* et serviraient à conduire au corps cellulaire les ébranlements nerveux venus des éléments voisins, et le prolongement cylindraxil aurait la conduction *cellulifuge*, servant à mettre l'élément nerveux dont il provient en rapport avec d'autres. Outre les prolongements protoplasmatiques le corps cellulaire lui-même peut recevoir directement l'ébranlement nerveux par des branches collatérales ou terminales d'un prolongement cylindraxil. Ces considérations prouvent assez que nous n'attribuons pas comme Golgi, une fonction différente aux prolongements protoplasmatiques et au prolongement cylindraxil. Pour nous, d'accord en cela avec Ramòn y Cajal, l'élément nerveux dans toutes ses parties peut servir et sert à la conduction nerveuse, la différence réside peut-être uniquement dans la direction suivant laquelle les divers prolongements effectuent cette conduction. Mais pour admettre cette hypothèse il faudrait changer complétement l'idée que nous avons d'un prolongement protoplasmatique et admettre que ce prolongement peut devenir le cylindre-axe d'une fibre nerveuse, ce qui nous paraît difficile.

(1) Ramón y Cajal : *Connexión general de los elementos nerviosos;* La medicina práctica, Ano II, n 88, p. 341-346, Madrid, octobre 1889.

Cependant tous les éléments nerveux ne peuvent être classés dans ces deux catégories. Il existe, en effet, dans toute la longueur de la moelle, des éléments nerveux (beaucoup de cellules des cordons) dont la cellule est située dans la substance grise de la moelle, et dont le prolongement cylindraxil se divise dans la substance blanche en une branche ascendante et une branche descendante. L'excitation partant du corps cellulaire, la conduction est nécessairement *centripète* dans la branche ascendante et *centrifuge* dans la branche descendante. S'il était vrai que les éléments nerveux à conduction *centrifuge* doivent être considérés comme des éléments moteurs, et ceux où la conduction est *centripète* comme des éléments *sensitifs*, les éléments de la moelle qui nous occupent pour le moment seraient nécessairement des éléments mixtes, puisqu'ils ne sont ni exclusivement moteurs, ni exclusivement sensitifs.

Mais ce qui prouve en toute évidence que cette division des éléments nerveux en éléments *moteurs* et éléments *sensitifs*, d'après la direction suivant laquelle ils transmettent l'ébranlement nerveux, est une division erronée, qui ne repose sur rien de positif, c'est ce fait que chaque prolongement cylindraxil central d'une cellule d'un ganglion spinal, élément essentiellement sensitif, se divise, à son entrée dans la moelle, en une branche ascendante à conduction *centripète* et une branche descendante à conduction *centrifuge*. Et cet autre fait non moins probant, à savoir : que les fibres des racines antérieures qui sont manifestement *motrices*, à conduction *centrifuge*, émettent parfois, avant de sortir de la moelle, des branches collatérales qui rentrent dans la substance grise, et où la conduction est nécessairement *centripète*. D'ailleurs dans ce groupement des éléments nerveux il n'y a aucune place pour les cellules nerveuses à cylindre-axe court.

Des notions récemment acquises sur la structure des centres nerveux semble ressortir, en toute évidence, ce fait important, c'est que, conformément aux idées déjà admises en physiologie, le prolongement cylindraxil d'un élément nerveux est un conducteur indifférent, portant l'excitation dans n'importe quel sens et la transmettant par ses ramifications collatérales ou terminales aux autres éléments avec lesquels il arrive en contact.

Cette indépendance absolue des éléments nerveux les uns vis-à-vis des autres est admise aujourd'hui par His, Forel, Ramón y Cajal et Kölliker. Nos observations sur la structure des centres nerveux nous ont conduit à la même conclusion. Elle ne laisse place, quant au mode suivant lequel se fait la transmission nerveuse, qu'à une seule hypothèse : la transmission

ne se fait pas par continuité, mais simplement par contiguité ou *par contact*. Ramón y Cajal et Kölliker ont montré que certains phénomènes physiologiques, tels qu'un mouvement volontaire ou un mouvement réflexe, s'expliquent dans cette hypothèse avec non moins de facilité qu'en admettant la continuité directe des routes nerveuses.

Cette indépendance des éléments nerveux pourrait encore jeter quelque lumière sur d'autres phénomènes physiologiques jusqu'ici inexpliqués, par exemple sur ce fait, que, pour les réflexes sensibles, la transmission nerveuse est beaucoup plus lente dans le système nerveux central que dans les nerfs périphériques. S'il est vrai que les fibres nerveuses sensitives, à leur entrée dans la moelle, *se continuent* avec les fibres nerveuses motrices par l'interposition soit d'un réseau nerveux, soit d'une ou de plusieurs cellules nerveuses, on comprend difficilement ce grand retard dans la conduction, puisqu'en somme il n'y a nulle part interruption dans l'élément conducteur. Les recherches récentes viennent de prouver que cette interruption existe; elle est peut-être la cause du retard. Qui sait si au moment où un ébranlement nerveux passe d'une fibre sensitive à une cellule radiculaire, il n'existe pas là une période latente analogue en quelque sorte à la période latente qui précède toute contraction musculaire?

Pour terminer l'étude de la structure interne de la moelle épinière, il nous reste encore à parler de la substance gélatineuse de Rolando, de la substance gélatineuse centrale et des cellules de la neuroglie.

La *substance gélatineuse de Rolando* entoure la corne postérieure et la sépare de la zone de substance blanche, appelée par Kölliker zone marginale des cornes postérieures. Dans la moelle dorsale, elle recouvre aussi la colonne de Clarke, et semble se continuer sur la ligne médiane avec la substance gélatineuse du côté opposé de la moelle. D'après les recherches de Ramón y Cajal, la substance gélatineuse de Rolando est, de toutes les parties de la substance grise, celle qui est la plus riche en éléments nerveux. On y trouve, en effet, des cellules nerveuses en nombre considérable, petites, riches en prolongements protoplasmatiques très ramifiés et très irréguliers, mais dont il est difficile de poursuivre le prolongement cylindraxil. Pour Ramón y Cajal, le prolongement nerveux de la plupart de ces cellules devient fibre longitudinale, ou dans le cordon postérieur, ou dans la zone marginale des cornes postérieures. Les éléments nerveux

situés tout près de la substance spongieuse ont un cylindre-axe court qui se divise et se subdivise en donnant naissance à un plexus vertical. Sur la moelle d'embryons de vache et celle de chiens et de chats nouveau-nés, nous avons rencontré dans la substance gélatineuse de ROLANDO des éléments nerveux à cylindre-axe court, et des éléments nerveux à cylindre-axe long, FIG. **27**, se rendant dans la zone marginale des cornes postérieures.

La *substance gélatineuse centrale* entoure le canal central. Elle est formée de cellules de neuroglie entremêlées à de petites cellules nerveuses et traversée par les prolongements périphériques des cellules épendymaires. Celles-ci ne sont pas, en effet, de simples cellules épithéliales cylindriques, mais, ainsi que GOLGI l'a montré depuis longtemps, chacune de ces cellules présente à sa base un prolongement long et grêle qui, chez l'adulte, s'étend plus ou moins loin dans le tissu nerveux et qui, chez l'embryon, traverse toute l'épaisseur de l'axe cérébro-spinal. Ce prolongement périphérique est très irrégulier et se bifurque d'ordinaire une ou deux fois à son bout périphérique. Nous avons représenté dans la FIG. **10** quelques-unes de ces cellules épendymaires d'une moelle embryonnaire de poulet au 8e jour d'incubation. On les retrouve encore dans les FIG. **18** et **20** dans la moelle lombaire d'un embryon de vache. La FIG. **20** montre clairement que dans le canal central plusieurs de ces cellules présentent un cil coloré en noir.

Dans la FIG. **21** nous avons rendu aussi fidèlement que possible la disposition de ces cellules épendymaires dans le cerveau moyen d'un embryon de lapin arrivé presque à terme.

Les *cellules de neuroglie* sont éparpillées d'une façon assez irrégulière dans la substance blanche et dans la substance grise, elles sont toujours riches en prolongements protoplasmatiques, tantôt petits et irréguliers comme dans les FIG. **22** et **23**, tantôt longs et grêles comme dans les FIG. **24** et **25**. Les plus compliquées se trouvent dans la substance gélatineuse de ROLANDO, FIG. **26**. Lorsque les prolongements protoplasmatiques s'étendent jusqu'à la surface de la moelle, ils s'y terminent toujours par un petit épaississement triangulaire, FIG. **52**.

Tous les prolongements protoplasmatiques des cellules de neuroglie n'ont pas toujours les mêmes caractères. Très souvent un des prolongements est plus volumineux que les autres et s'étend à une grande distance du corps cellulaire. Cette disposition se retrouve le plus souvent à la partie postérieure du canal central, où les cellules de neuroglie s'étendent dans le septum median dorsal jusqu'à la surface de la moelle; de même encore pour

plusieurs cellules placées dans le voisinage de ce septum, suivant une direction perpendiculaire aux précédentes, et dont un des prolongements peut s'étendre jusque dans la substance gélatineuse de ROLANDO, FIG. 53. Ce sont là sans aucun doute des cellules épendymaires qui d'une façon quelconque, ont perdu toute relation avec le canal central.

## SECONDE PARTIE.

### Le Cervelet.

Nos connaissances concernant l'organisation interne et les fonctions physiologiques du cervelet sont encore bien incomplètes, aussi le cervelet a-t-il été, pendant bien longtemps, morphologiquement et physiologiquement, une des parties les plus énigmatiques de l'axe cérébro-spinal.

Les recherches de physiologie expérimentale, faites sur le cervelet dans le but de jeter quelque lumière sur ses fonctions, sont nombreuses et variées; malheureusement les résultats qu'elles ont fournis sont tellement discordants qu'en 1879 ECKHARDT a pu dire, non sans raison, que » depuis » FLOURENS (1820) le matériel s'est tellement accumulé et est devenu à ce » point contradictoire qu'on souhaiterait volontiers ne rien savoir du » tout (1). « Avant l'application de la méthode de GOLGI à l'étude de l'organisation interne du cervelet, on pouvait en dire autant au point de vue morphologique.

Et cependant le cervelet doit être un organe important. En effet :

1° Il existe dans tout l'embranchement des vertébrés;

2° Il prend un développement considérable chez les vertébrés supérieurs;

3° Il a des relations multiples avec les parties voisines : relations avec la moelle allongée et la moelle épinière par les pédoncules cérébelleux inférieurs; relations avec les ganglions de la base du cerveau par les pédoncules cérébelleux supérieurs; relations avec la couche corticale grise du cerveau antérieur par les pédoncules cérébelleux moyens.

Les détails de structure que la méthode de GOLGI y a fait découvrir, tout incomplets qu'ils soient, prouvent aussi que le cervelet est un organe complexe.

(1) Voir EDINGER : *Ueber die Bedeutung des Kleinhirns in der Tierreihe*; Bericht über die Senckenbergische Gesellschaft in Frankfurt a/M, 1889, p. 73-75.

L'écorce grise du cervelet est formée de deux couches distinctes : une couche externe, d'une teinte grisâtre, appelée généralement *couche moléculaire*, et une couche interne, d'une teinte roussâtre, connue depuis Gerlach sous le nom de *couche granuleuse*. Ces deux couches sont séparées l'une de l'autre par une série continue de cellules volumineuses décrites pour la première fois par Purkinje en 1837 (1), et appelées depuis *cellules de Purkinje*.

Nous allons étudier successivement :

1° Les cellules de Purkinje;

2° La couche granuleuse;

3° La couche moléculaire.

Puis nous dirons quelques mots des fibres de la substance blanche.

*Cellules de Purkinje (Zellenschicht* de Henle).

Ces cellules sont pourvues de prolongements protoplasmatiques qui s'étendent dans la couche moléculaire et d'un prolongement cylindraxil qui traverse la couche granuleuse et devient fibre de la substance blanche. On a discuté longtemps pour savoir comment les prolongements protoplasmatiques se comportaient dans la couche moléculaire. Obersteiner (2) et Hadlich (3) croyaient avoir constaté que tous ces prolongements, arrivés près de la surface du cervelet, se réfléchissaient sur eux-mêmes, et Boll est d'avis qu'après s'être recourbés ces prolongements se continuent avec un réseau nerveux situé dans la substance grise. Plusieurs fibrilles de ce réseau en se réunissant ensemble donneraient alors naissance à de nouveaux cylindre-axes de fibres nerveuses myéliniques, qui traversent le plexus nerveux de la couche granuleuse pour atteindre enfin la substance blanche. De sorte que, dans l'idée de Boll, les cellules de Purkinje se mettraient en rapport avec la substance blanche d'une double façon : 1° *directement* par leur prolongement cylindraxil; 2° *indirectement* et d'une manière assez complexe par leurs prolongements protoplasmatiques.

Golgi le premier a démontré ce fait important, que les prolongements protoplasmatiques se terminent librement dans la couche moléculaire, et que les cellules de Purkinje ne sont en rapport avec la substance blanche

(1) Purkinje : Bericht über die Versammlung deutscher Naturforscher in Prag. 1837.

(2) Obersteiner : cité d'après Schwalbe.

(3) Hadlich : *Untersuchungen über die Kleinhirnrinde des Menschen;* Arch. f. mikr. Anat., Bd. 6, p. 192-204, 1870.

du cervelet que par leur prolongement cylindraxil. Grâce à sa méthode, il a donné pour la première fois une idée du nombre et de la richesse des prolongements protoplasmatiques de ces cellules volumineuses.

Le prolongement protoplasmatique devient fibre nerveuse de la substance blanche. C'est encore à Golgi que revient le mérite d'avoir démontré que ce prolongement lui-même émet des branches collatérales qui retournent dans la couche moléculaire.

Ces ramifications du prolongement cylindraxil se voient très facilement dans le cervelet d'animaux nouveau-nés, nous en avons représenté un exemple dans la fig. **44**.

La forme de la cellule de Purkinje varie d'après la direction suivant laquelle la coupe est faite. Sur des coupes antéro-postérieures, perpendiculaires à la direction des lames et des lamelles, les prolongements protoplasmatiques se ramifient largement dans la couche moléculaire. Au contraire, sur des coupes frontales, parallèles à la direction des lamelles du cervelet, les cellules de Purkinje occupent un espace beaucoup plus restreint, fig. **39**. C'est à tort que Kölliker (1) attribue à Henle la découverte de ce fait que les ramifications des prolongements protoplasmatiques ne s'étendent que dans un seul plan. Obersteiner (2) en 1869 a décrit, d'une manière très détaillée, la forme différente des cellules de Purkinje, sur des coupes transversales et antéro-postérieures, fait connu déjà de Stieda (3) en 1864 et représenté par lui dans les fig. 1 et 2 de son travail sur le cervelet.

Au moment de la naissance, les cellules de Purkinje n'ont pas encore atteint leur développement normal. Les prolongements protoplasmatiques nombreux et serrés n'atteignent pas encore la surface libre du cervelet, mais sont recouverts, ainsi que Ramón y Cajal l'a décrit, par une couche embryonnaire : la zone des grains superficiels, fig. **43**.

*La couche granuleuse.*

La couche interne de l'écorce cérébelleuse est décrite généralement comme formée de petites cellules (6 à 7 μ) à noyau volumineux et à corps

(1) Kölliker : *Das Kleinhirn*. Loc. cit., p. 677.

(2) Obersteiner : *Beiträge zur Kenntniss von feineren Bau der Kleinhirnrinde, mit besonderer Berücksichtigung der Entwicklung*; Sitzungsb. d. kais. Akad. d. Wiss, Wien. Bd. 60, II. Abth., p. 101-114, 1869.

(3) Stieda : *Zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Cerebellum*; Arch. f. Anat. und Phys., p. 407-433, 1864.

cellulaire réduit, fusiforme, pourvu de deux prolongements courts et grêles. Ces petites cellules, appelées aussi grains, donnent, sur des coupes colorées au carmin, un aspect granuleux caractéristique à toute la moitié interne de la zone grise du cervelet. C'est pour ce motif que Gerlach l'avait désignée sous le nom de *couche granuleuse*. On a discuté longtemps sur la véritable nature de ces grains. Les uns y voyaient des cellules bipolaires (Schwalbe) ou multipolaires (Stilling); d'autres les ont considérés comme des éléments conjonctifs (Gerlach, Kölliker). Henle et Merkel les prenaient pour des corpuscules lymphatiques. Denissenko (1) divise ces éléments en deux groupes, suivant la façon dont ils se comportent vis-à-vis des réactifs colorants : les uns sont sensibles à l'hématoxyline et sont dépourvus de prolongements protoplasmatiques; ils entourent les canaux lymphatiques. Denissenko ne se prononce pas sur leur nature. Les autres sont pourvus de prolongements protoplasmatiques; ils se colorent par l'éosine et devraient être considérés comme des éléments nerveux. Pour Obersteiner ce ne sont ni des éléments nerveux, ni des éléments conjonctifs, mais des éléments particuliers appartenant à un tissu spécial propre au système nerveux. Outre ces grains, Obersteiner décrit encore dans la couche granuleuse des cellules nerveuses volumineuses pouvant atteindre jusque 30μ de diamètre. Leur nombre est variable d'après les individus.

La méthode de Golgi appliquée à l'étude du cervelet a révélé la véritable nature des éléments constitutifs de la couche granuleuse. Avec Golgi, Ramón y Cajal et Kölliker, nous pouvons distinguer dans cette couche trois espèces de cellules à caractères nettement distincts :

1° Les grains ou petites cellules de la couche granuleuse;
2° Les grandes cellules de la couche granuleuse;
3° Les cellules de neuroglie.

1° *Les grains ou petites cellules de la couche granuleuse.*

Golgi, le premier, a reconnu d'une manière certaine leur nature nerveuse. Mais c'est à Ramón y Cajal que revient le mérite d'avoir donné de ces cellules une description exacte, et d'avoir découvert la façon toute spéciale dont se comporte le prolongement cylindraxil. Chacun de ces grains est formé d'un petit corps polyédrique, des angles duquel partent les prolongements protoplasmatiques. Ceux-ci sont généralemet au nombre de

(1) Denissenko : *Zur Frage über den Bau der Kleinhirnrinde bei verschiedenen Klassen von Wirbelthieren*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 14, p. 203-242, 1877.

quatre ou de cinq. Ils ont une longueur variable et se terminent par une petite touffe de 3 ou 4 branches courtes et épaisses. Le prolongement cylindraxil est beaucoup plus grêle que les prolongements protoplasmatiques. Il naît le plus souvent, à quelque distance du corps cellullaire, de l'un ou de l'autre des prolongements protoplasmatiques, quelquefois cependant il provient du corps cellulaire lui-même. Il se dirige alors vers la couche moléculaire suivant un trajet plus ou moins ondulé et, arrivé dans la couche moléculaire, il se bifurque en deux branches terminales qui courent parallèlement à la direction des lamelles. Dans toute l'épaisseur de la couche moléculaire on trouve ces *fibres parallèles*, comme les appelle Ramón y Cajal, de telle sorte que sur une coupe antéro-postérieure, sur des préparations quelque peu réussies, toute la couche grise externe est criblée de points noirs, section des branches terminales du prolongement cylindraxil des grains, fig. **40**. Sur des coupes frontales, au contraire, ces fibres se montrent suivant leur longueur, et la couche moléculaire apparaît doublement striée : on y voit des stries horizontales, qui représentent les branches terminales du prolongement cylindraxil, et des stries verticales perpendiculaires aux premières, provenant de la partie du prolongement cylindraxil comprise entre le grain et le point de bifurcation, fig. **41**.

Généralement, quand le prolongement cylindraxil d'une cellule nerveuse se bifurque ou émet une branche collatérale, on trouve au point de division ou de bifurcation un petit épaississement triangulaire. Cet épaississement manque au point de bifurcation du prolongement cylindraxil des petites cellules de la couche granuleuse.

On peut poursuivre les branches de bifurcation sur une étendue assez considérable, finalement elles semblent se terminer librement. C'est une des plus grandes découvertes de Ramón y Cajal pour la structure de la couche corticale grise du cervelet, que d'avoir mis en lumière le mode particulier dont se comporte le prolongement cylindraxil des grains. Nous avons obtenu des préparations d'une beauté et d'une netteté remarquables dans le cervelet de souris adulte. Les fig. **40** et **41**, qui représentent l'une une coupe antéro-postérieure, l'autre une coupe frontale, montrent très bien tous les détails décrits.

Ces petites cellules occupent toute l'épaisseur de la couche granuleuse. Celles qui sont placées tout près de la couche moléculaire envoient leur prolongement cylindraxil jusque près de la surface libre du cervelet, tandis que le prolongement cylindraxil des grains situés dans le voisinage de la

substance blanche se bifurque dans les parties les plus profondes de la couche moléculaire.

Les prolongements protoplasmatiques s'étendent en général dans toutes les directions. Il n'y a d'exception que pour les grains placés tout contre les fibres de la substance blanche. Les prolongements protoplasmatiques n'entrent généralement pas dans la substance blanche; ils se recourbent tout près du corps cellulaire et s'étendent dans la couche granuleuse, FIG. **41**.

2° *Les grandes cellules de la couche granuleuse.*

Elles ont été décrites pour la première fois par GOLGI. Ce sont des cellules volumineuses pourvues de prolongements protoplasmatiques nombreux et d'un prolongement cylindraxil qui se comporte d'une façon toute spéciale.

Ces cellules se trouvent dans toute l'épaisseur de la couche granuleuse. On peut cependant les rencontrer aussi au niveau même des cellules de PURKINJE. Ces cellules ont été représentées par GOLGI, RAMÓN Y CAJAL et KÖLLIKER, mais nulle part nous n'en avons trouvé d'aussi remarquables que celles que nous avons dessinées dans nos FIG. **33** et **34** et qui proviennent du cervelet d'un chat de huit jours. La cellule représentée dans la FIG. **34** est située à la limite de la couche moléculaire et de la couche granuleuse. Elle est pourvue d'un grand nombre de prolongements protoplasmatiques; les uns, les plus nombreux, pénètrent dans la couche moléculaire, s'y divisent et s'y subdivisent pour se terminer librement soit dans l''épaisseur même de cette couche, soit à la surface du cervelet; les autres à direction horizontale se terminent dans la couche granuleuse. D'un de ces derniers naît le prolongement cylindraxil qui, à une petite distance du corps cellulaire, se divise et se subdivise en donnant naissance à un plexus inextricable, occupant une grande étendue de la couche moléculaire, et dans lequel il est difficile de poursuivre le prolongement cylindraxil lui-même. La cellule représentée dans la FIG. **33** est plus remarquable encore. Elle a été copiée aussi exactement que possible à la chambre claire. Elle est située dans la couche granuleuse, un peu en-dessous des cellules de PURKINJE. Les prolongements protoplasmatiques s'étendent dans la couche moléculaire. Son prolongement cylindraxil naît aussi d'un prolongement protoplasmatique et se dirige verticalement en dedans jusque près de la substance blanche. Mais, durant ce trajet, il émet un grand nombre de branches collatérales qui se divisent et se subdivisent presque toujours à angle droit donnant ainsi

ainsi naissance à un plexus tellement serré qu'on ne saurait y poursuivre les différentes branches du prolongement cylindraxil. Ce plexus, comme celui de la FIG. **34**, occupe une immense étendue de la couche granuleuse. Nous croyons avec RAMÓN Y CAJAL que les branches de bifurcation de ce prolongement cylindraxil restent indépendantes les unes des autres, et qu'elles se mettent simplement en contact avec les prolongements protoplasmatiques et avec le corps des grains

Ces grandes cellules de la couche granuleuse ne sont pas si rares que KÖLLIKER semble disposé à le croire.

Dans toutes les coupes de cervelet de chat de 8 jours, nous les avons rencontrées souvent réunies à trois ou quatre, et donnant un plexus tellement serré que toute la couche granuleuse paraissait noire. Cependant, les ramifications du prolongement cylindraxil d'une seule cellule occupant une étendue souvent très considérable, il arrive fréquemment qu'on ne trouve dans les coupes qu'une partie du plexus sans la cellule d'origine.

3° *Les cellules de neuroglie.*

RAMÓN Y CAJAL les divise en cellules *étoilées* et cellules *arboriformes*.

On trouve dans la couche granuleuse des cellules de neuroglie pourvues d'un grand nombre de prolongements courts et grêles, rayonnant dans tous les sens, FIG. **51**, et d'autres cellules beaucoup plus volumineuses à corps cellulaires très irréguliers, émettant dans la couche granuleuse quelques petits prolongements gros et courts, mais pourvus du côté de la couche moléculaire de prolongements plus volumineux et plus longs, qui traversent toute la couche moléculaire et se terminent près de la pie-mère par un petit épaississement triangulaire. Ces dernières cellules sont très abondantes dans le cervelet de jeune chat. La FIG. **42** représente une de ces cellules. A cette époque la couche moléculaire n'est pas encore entièrement développée, elle est encore recouverte par la couche des grains superficiels. Les prolongements périphériques des cellules arboriformes traversent aussi cette couche superficielle. Ces prolongements périphériques représentent ce que, dans la couche moléculaire, on a toujours désigné sous le nom de *fibres de Bergmann*.

*La couche moléculaire.*

Cette couche est riche en cellules nerveuses, décrites et reconnues comme telles par GOLGI, qui les désigna sous le nom de *petites cellules de la*

*couche moléculaire*. Golgi considère ces cellules comme appartenant à son second type, c'est-à-dire comme pourvues d'un prolongement cylindraxil qui perd son individualité en se divisant et se subdivisant pour se résoudre en un réseau nerveux diffus. Ramón y Cajal, le premier, a donné de ces cellules une description exacte. Elles occupent surtout les deux tiers internes de la couche moléculaire. Le corps cellulaire de forme polyédrique est riche en prolongements protoplasmatiques. Ceux-ci, souvent moniliformes, se dirigent pour la plupart vers la face libre du cervelet; quelques-uns, cependant, ont une marche horizontale ou verticale descendante, et se perdent dans la couche moléculaire. Le prolongement cylindraxil, très grêle dans le voisinage du corps cellulaire, s'épaissit considérablement et traverse la couche moléculaire suivant une direction antéro-postérieure, c'est-à-dire perpendiculairement à la direction des lamelles et des fibres parallèles. Il forme ce que Ramón y Cajal appelle une *fibre horizontale* de la couche moléculaire. Son trajet n'est pas toujours rectiligne; il se replie souvent sur lui-même, et il n'est pas rare de le voir décrire une anse complète. Ce prolongement cylindraxil a une longueur variable. Il émet des branches collatérales, dont les unes, externes, moins nombreuses, sont grêles et courtes et se perdent dans la couche moléculaire; tandis que les autres, plus nombreuses, naissent du prolongement cylindraxil au niveau d'un petit épaississement triangulaire. Celles-ci descendent verticalement en bas, minces et grêles, et se divisent une ou deux fois. Arrivées près de la zone des cellules de Purkinje, chacune d'elles s'épaissit considérablement en décrivant souvent un petit trajet horizontal, et donne naissance à une touffe de branches grêles, souvent moniliformes qui s'étendent plus ou moins loin dans la couche granuleuse, où elles se terminent librement. Ces touffes de branches terminales enveloppent le corps des cellules de Purkinje et le commencement de son prolongement cylindraxil. Nous avons représenté dans les fig. **28**, **29** et **35** différents types de cellules nerveuses de la couche moléculaire. On y constate aisément que ces cellules occupent, pour ainsi dire, toute l'épaisseur de la couche; elles sont très nombreuses et les différents prolongements cylindraxils, avec leurs nombreuses branches descendantes, donnent souvent naissance à des plexus assez complexes, fig. **36**. Les fig. **28** et **29** proviennent d'un cervelet de souris adulte. La ligne *s* indique la surface libre du cervelet; la ligne *l*, la limite entre la couche moléculaire et la couche granuleuse. On y voit manifestement que les branches collatérales des prolongements cylindraxils se terminent par des touffes

libres (Endkörben de Kölliker), à une certaine profondeur dans la couche granuleuse. Dans les fig. **30**, **31** et **32** nous avons reproduit quelques branches collatérales isolées.

Les mêmes cellules se retrouvent avec des caractères analogues dans le cervelet de poule adulte, fig. **35**, et dans celui de chien, fig. **36**. Il est assez rare d'avoir à la fois la réduction des cellules de Purkinje et des cellules nerveuses de la moléculaire. Nous avons obtenu cette double réduction dans le cervelet de poule adulte, et nous l'avons reproduite dans la fig. **37**.

Le prolongement cylindraxil, arrivé à une distance assez variable du corps cellulaire, se recourbe sur lui-même et se termine librement comme une de ses branches collatérales.

C'est donc à l'entour du corps de la cellule de Purkinje et d'une partie de son prolongement cylindraxil que viennent s'épanouir ces touffes terminales. Un seul et même prolongement cylindraxil peut envoyer à la même cellule de Purkinje deux ou plusieurs branches collatérales, mais le plus souvent chaque cellule reçoit des branches terminales d'un grand nombre de prolongements cylindraxils différents. Ces cellules ont été décrites et figurées aussi par Kölliker chez le chat.

Toutes les cellules nerveuses de la couche moléculaire ne présentent pas ce prolongement cylindraxil. Nous devons distinguer dans cette couche, comme Kölliker l'a fait, un second groupe de cellules nerveuses que l'on trouve surtout dans le tiers externe. Ce sont de *petites cellules* nerveuses riches en prolongements protoplasmatiques, mais auxquelles nous n'avons pu trouver de prolongement cylindraxil. Nous avons représenté deux de ces cellules dans la fig. **28**, *a* et *b*; elles proviennent du cervelet de la souris adulte.

Outre ces cellules nerveuses, on trouve encore dans la couche moléculaire les terminaisons du prolongement cylindraxil des petites cellules ou grains de la couche granuleuse, fig. **40** et **41**.

La couche moléculaire présente des fibres nerveuses dans trois directions différentes :

1° Les fibres *parallèles* (Ramón y Cajal), qui suivent la direction des lamelles, fig. **41**, et qui ne sont que les branches terminales du prolongement cylindraxil des grains;

2° Les fibres *horizontales*, qui ont une direction perpendiculaire aux précédentes et que l'on rencontre sur des coupes antéro-postérieures : ce

sont les prolongements cylindraxils des grandes cellules nerveuses de la moléculaire, FIG. 28, 29, 35 et 36;

3° Enfin les fibres *verticales*, formées en partie et par la portion verticale des prolongements cylindraxils des grains, FIG. 41, et par les branches descendantes des prolongements cylindraxils des grandes cellules de la moléculaire, FIG. 28, 29, 35 et 36.

La présence de cellules de neuroglie vient encore compliquer la structure de la couche moléculaire. Ces cellules sont placées à la limite des deux couches, au même niveau que les cellules de PURKINJE. Leurs prolongements protoplasmatiques traversent verticalement la couche moléculaire, pour se terminer par un petit épaississement triangulaire à la pie-mère enveloppante, FIG. 38. Comme pour les cellules arboriformes de la couche granuleuse, ces prolongements périphériques des cellules de neuroglie de la couche moléculaire représentent ce que les auteurs désignaient communément sous le nom de *fibres de Bergmann*.

La couche corticale grise du cervelet a donc une structure excessivement complexe. Pour faire mieux ressortir cette complexité, par une vue d'ensemble, nous avons réuni dans une même figure, tous les éléments constituants de la couche grise cérébelleuse, FIG. 54.

Chez les animaux nouveau-nés, ou âgés de quelques jours, la couche moléculaire est recouverte par une couche spéciale de grains, appelée par RAMÓN Y CAJAL : la couche de grains superficiels. Nous n'avons pas encore observé de bonnes réductions de ces grains. Les auteurs qui, comme RAMÓN Y CAJAL, considèrent cette couche de grains superficiels comme un stade embryonnaire de la couche moléculaire, sont peut-être dans le vrai; car chez les animaux nouveau-nés, les cellules de neuroglie situées à la limite des deux couches de la substance grise étendent leurs prolongements bien au-delà des cellules de PURKINJE, à travers la couche des grains superficiels. Ces prolongements s'y terminent par un petit renflement en cône, et produisent dans cette couche superficielle, quand la réduction est complète, une striation très régulière, FIG. 43.

*La substance blanche.*

Nous avons trouvé dans la substance blanche les trois espèces de fibres nerveuses décrites par RAMÓN Y CAJAL.

1° Les fibres qui ne sont que les prolongements cylindraxils des cellules de PURKINJE, FIG. 44, *a*.

2° Des fibres qui, arrivées dans la substance grise, se bifurquent fréquemment et présentent soit au niveau des points de division, soit à un point quelconque de leur trajet, soit à leur terminaison une touffe de branches plus grêles, se terminant librement dans la couche granuleuse. Dans le cervelet d'animaux adultes ces branches paraissent très courtes en même temps que très grosses, FIG. **50**. Mais dans le cervelet d'animaux nouveau-nés, ou âgés de quelques jours, chacune de ces touffes représente une véritable rosace, formée de filaments longs et grêles qui s'étendent quelquefois très loin dans la couche granuleuse, et finissent toujours par s'y terminer librement, FIG. **45** et **46**. RAMÓN Y CAJAL est le seul qui ait décrit ces fibres, il les a appelées, à cause de leur aspect spécial, des *fibres mousseuses*. Nous croyons, comme lui, qu'elles représentent la terminaison libre du prolongement cylindraxil de cellules nerveuses dont nous ignorons encore l'origine. D'après la description très écourtée que KÖLLIKER donne des fibres de la substance blanche, il semble qu'il a eu aussi sous les yeux les fibres mousseuses de RAMÓN Y CAJAL, mais il est tenté de considérer ces touffes de branches collatérales comme des productions artificielles; ce que nous ne pouvons admettre.

Enfin, une troisième espèce de fibres nerveuses que nous avons pu poursuivre dans la substance blanche ce sont les fibres *terminées par un plexus dans la couche moléculaire*. Elles viennent de la substance blanche, traversent la couche granuleuse, pénètrent dans la couche moléculaire et se terminent dans cette couche par un grand nombre de branches; celles-ci, par leur disposition, reproduisent assez bien l'aspect des prolongements protoplasmatiques des cellules de PURKINJE. La FIG. **44**, *b* représente une de ces fibres et son mode de terminaison dans la couche moléculaire.

Ce sont là encore des terminaisons libres du prolongement cylindraxil de cellules nerveuses dont nous ne connaissons pas le lieu d'origine, ainsi que l'admet RAMÓN Y CAJAL.

Pour donner une idée de la disposition relative de ces trois espèces de fibres nerveuses de la substance blanche, nous avons réuni dans la FIG. **55** un grand nombre de fibres prises sur des coupes différentes; les fibres terminées en plexus reproduisent un dessin de RAMÓN Y CAJAL.

Dans la substance blanche du cervelet on trouve encore un grand nombre de cellules de neuroglie, remarquables par leurs nombreux prolongements longs et grêles. La FIG. **47** représente une de ces cellules du cervelet de chien et la FIG. **48** provient de la substance blanche du cervelet de poule adulte.

L'étude de la structure interne de la couche corticale grise conduit aux mêmes conclusions que celle de la structure de la moelle épinière : le véritable élément nerveux est la cellule nerveuse avec tous ses prolongements.

Les éléments nerveux sont indépendants les uns vis-à-vis des autres. Les prolongements protoplasmatiques se terminent toujours librement; le prolongement cylindraxil, qu'il soit long ou court, présente partout la même disposition, il se termine aussi librement, soit comme tel : cela semble être le cas pour les petites cellules de la couche granuleuse; soit par une touffe de branches longues et grêles, ainsi que nous l'avons admis pour les grandes cellules de la couche moléculaire, les grandes cellules de la couche granuleuse, les fibres mousseuses et les fibres terminées en plexus. Les branches terminales du prolongement cylindraxil se mettent toujours en rapport intime avec les éléments nerveux voisins : les grandes cellules de la couche moléculaire avec le corps des cellules de Purkinje; les grandes cellules de la couche granuleuse avec les grains de la même couche; les fibres mousseuses avec ces mêmes grains; enfin, les fibres terminées en plexus avec le corps et les prolongements protoplasmatiques des cellules de Purkinje.

En résumé, les éléments nerveux du cervelet sont des éléments indépendants. Il en résulte, et ce sera notre conclusion finale, que la transmission nerveuse se fait dans le cervelet comme dans la moelle épinière, et probablement dans tout le système nerveux central cérébro-spinal, non par continuité, mais par contiguité ou par contact.

# BIBLIOGRAPHIE


*Golgi* : Recherches sur l'histologie des centres nerveux; Archives italiennes de biologie, t. III et IV, 1883.

*Edinger* : Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. Leipzig, 1889.

» Ueber die Fortsetzung der hinteren Rückenmarkswurzeln zum Gehirn; Anatomischer Anzeiger, Jahrg. IV, 1889, p. 121-128.

» Einiges vom Verlauf der Gefühlsbahnen im centralen Nervensysteme; Sonderabdr. aus der « Deutschen medicinischen Wochenschrift », 1890, nº 20.

*Ramón y Cajal* : Estructura de los centros nerviosos de las aves; Revista trimestrial de histologia normal y pathologica, nº 1, 1888, p. 1-10.

» Sobre las fibras nerviosas de la capa molecular del cerebelo; Ibid., nº 2, 1888, p. 33-41.

» Estructura del lobulo optico de las aves; Ibid., nº 3 et 4, 1889, p. 65-78.

» Contribucion al estudio de la estructura de la medula espinal; Ibid., 1889, p. 79-106.

» Sobre las fibras nerviosas de la capa granulosa del cerebelo; Ibid., 1889, p. 107-118.

» Sur l'origine et la direction des prolongations nerveuses de la couche moléculaire du cervelet; Internation. Monatschrift, Bd. VI, Heft 3 et 4, 1889.

» Connexion general de los elementos nerviosos; La medicina practica, nº 88, p. 341-346, 1889.

» Nuevas aplicaciones del metodo de coloracion de Golgi; septembre 1889, Barcelone.

*Kölliker* : Histologische Mittheilungen; Sitzungsber. des Würzb. Phys. med. Gesellschaft, november 1889.

*Ramón y Cajal* : Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire; Anatomischer Anzeiger, nº 3, p. 85-95 et nº 4, p. 111-119, 1890.

« Sur les fibres nerveuses de la couche granuleuse du cervelet et sur l'évolution des éléments cérébelleux; Intern. Monatschr., Bd. VII, Heft 1, 1890.

*Kölliker :* Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems; Erster Beitrag : Das Kleinhirn; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49, Heft 4, 1890.

*Ramón y Cajal :* Sobre ciertos elementos bipolares del cerebelo joven, etc.; Gaceta Sanitaria, 10 février 1890.

*Kölliker :* Ueber den feineren Bau des Rückenmarks; Sitzungsber. der Würzb. Phys.-med. Gesellsch., März 1890.

*Ramón y Cajal :* A propos de certains éléments bipolaires du cervelet avec quelques détails nouveaux sur l'évolution des fibres cérébelleuses; Intern. Monatschr., Bd. VII, Heft 2, 1890.

» Nuevas observaciones sobre la estructura de la medula espinal de los mamiferos; avril 1890. Barcelone.

*V. Lenhossek :* Ueber Nervenfasern in hinteren Wurzeln welche aus dem Vorderhorn entspringen; Anat. Anz., nos 13 et 14, 1890.

*Golgi :* Ueber den feineren Bau des Rückenmarks; Anatomischer Anzeig., nos 13 et 14, p. 372-396 et no 15, p. 423-435, 1890.

*Ramón y Cajal :* Sobre la aparicion de las expansiones celulares en la medula embrionaria; Gaceta sanitaria de Barcelona, no 12, p. 413-418, août 1890.

*Kölliker :* Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems; Zweiter Beitrag : Das Rückenmark; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 51, Heft 1, 1890.

*Pedro Ramón :* Notas preventivas sobre la estructura de los centros nerviosos : I. Terminacion del nervio optico en los cuerpos geniculados y tuberculos cuadrigeminos; II. Estructura del bulbo olfatorio de las aves; III. Estructura del cerebelo de los peces; Gaceta sanitaria de Barcelona, no 1, p. 10-18, septembre 1890.

*Ramón y Cajal :* Réponse à M. Golgi à propos des fibrilles collatérales de la moelle épinière et de la structure générale de la substance grise; Anatom. Anz., no 20, p. 579-587, 1890.

*Pedro Ramón :* Las fibras colaterales de la substancia blanca en la medula de las larvas de batracia; Gaceta sanitaria de Barcelona, 10 octobre 1890.

*Ramón y Cajal :* A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moelle épinière du poulet?; Anatomischer Anz., no 21, p. 609-613; no 22, p. 631-639, 1890.

» Origen y terminacion de las fibras nerviosas olfatorias; Extrait de la Gaceta sanitaria Municipal du 10 décembre 1890.

» Textura de las circumvoluciones cerebrales de los mamiferos inferiores; Extrait de la Gaceta Medica Catalana du 15 décembre 1890.

» Pequenas communicaciones anatomicas : I. Sobre la existencia de terminaciones nerviosas pericelulares en los ganglios nerviosos raquidianos; II. Sobre la existencia de colaterales y de bifurcaciones en las fibras de la substancia blanca de la corteza grès del cerebro; 20 décembre 1890.

*A. Van Gehuchten :* Contributions à l'étude de la muqueuse olfactive chez les mammifères; La Cellule, t. VI, 2e fasc., 1890.

# EXPLICATION DES FIGURES.

## PLANCHE I.

FIG. **1**. Deux cellules radiculaires d'une moelle embryonnaire de poulet au 8e jour d'incubation.

FIG. **2**. Deux cellules radiculaires de la moelle dorsale d'un chien nouveau-né (préparation de Ramón y Cajal). Les prolongements protoplasmatiques du groupe interne de la cellule *a* traversent la commissure antérieure et s'étendent jusque dans la corne antérieure du côté opposé. Ceux de la cellule *b* n'atteignent pas la commissure.

FIG. **3**. Coupe longitudinale du cordon antérieur d'un embryon de poulet au 12e jour d'incubation, montrant la naissance des collatérales. La fibre *a* se recourbe à angle droit en conservant la même épaisseur. Nous ignorons si elle se termine dans la substance grise ou si elle redevient plus loin fibre longitudinale.

FIG. **4**. Coupe longitudinale de la moelle dorsale d'un embryon de vache de 55 ctm. Les fibres des racines postérieures se bifurquent sous un angle obtus et les deux branches qui en proviennent deviennent fibres constitutives du cordon postérieur. La fibre *a*, avant de se bifurquer, émet une branche collatérale.

FIG. **5**. Coupe transversale de la moelle lombaire (cône terminal) d'un embryon de vache de 55 ctm.

FIG. **6**. Terminaison d'une seule collatérale du cordon postérieur dans la moelle lombaire (cône terminal) du même embryon : *sm*, septum médian dorsal; *cp*, cordon postérieur; *com*, faisceau moyen de la commissure postérieure.

FIG. **7**. Terminaisons moins complexes que celle de la fig. **6** des mêmes collatérales; *sm*, septum médian dorsal; *cp*, cordon postérieur; *com*, faisceau moyen de la commissure postérieure.

FIG. **8** et **9**. Deux cellules nerveuses à cylindre-axe court de la corne postérieure de la moelle lombaire du même embryon.

FIG. **10**. Coupe transversale de la moelle embryonnaire du poulet au 8e jour d'incubation. Dans cette figure nous avons réuni des cellules éparpillées dans des coupes différentes : *a*, cellule commissurale; *b* et *d*, cellules du cordon antérieur; *c*, cellule du cordon latéral; *e*, cellule dont le prolongement cylindraxil se bifurque et donne une branche pour le cordon latéral du même côté et une autre pour le cordon antérieur du côté opposé.

FIG. **11**, **12** et **13**. Trois ganglions spinaux d'un rat de quelques jours : *rp*, racine postérieure; *ra*, racine antérieure; *np*, nerf périphérique.

FIG. **14**. Une collatérale du cordon antérieur de la moelle lombaire d'un embryon de vache de 55 ctm. Elle donne des branches latérales qui naissent dans la substance blanche du même côté et s'y terminent dans la substance grise, puis elle passe elle-même par la commissure antérieure pour se terminer librement dans la substance grise du côté opposé.

## PLANCHE II.

FIG. **15**. Coupe transversale de la moelle lombaire du même embryon de vache. Nous y avons dessiné un grand nombre de cellules des cordons prises sur des coupes différentes : *a*, prolongement cylindraxil d'une cellule commissurale; *b*, cellule du cordon latéral dont le prolongement cylindraxil se bifurque dans la substance blanche; *c*, cellule du cordon dont le prolongement cylindraxil se bifurque dans la substance grise; *d*, cellule dont le prolongement cylindraxil se bifurque et dont une des branches passe par la commissure postérieure; *e*, cellule dont le prolongement cylindraxil se bifurque dans la substance grise, une des branches se rend dans le cordon latéral du même côté, l'autre passe par la commissure.

FIG. **16**. Coupe transversale du même embryon montrant un grand nombre de collatérales isolées; *a*, *b* et *c*, prolongements cylindraxils de cellules commissurales donnant des collatérales qui se rendent dans la substance grise du côté opposé de la moelle. Le prolongement *a* donne naissance à trois fibres du cordon antéro-latéral, le prolongement *b* à deux fibres et le prolongement *c* se recourbe simplement dans le cordon antérieur; *d*, une collatérale du cordon antérieur; *e*, une collatérale du cordon postérieur qui passe par la commissure.

FIG. **17**. Mode de terminaison dans le plexus de la substance gélatineuse d'une collatérale du cordon postérieur dans la moelle lombaire du même embryon.

FIG. **18**. Coupe transversale de la moelle dorsale du même embryon. La commissure postérieure est formée de trois faisceaux : un antérieur grêle placé tout près du canal central; un moyen, volumineux, passant par les colonnes de CLARKE, et un postérieur placé immédiatement au devant des cordons postérieurs.

FIG. **19**. Coupe transversale de la moelle lombaire d'un jeune chat de deux jours montrant toutes les collatérales. La commissure postérieure est formée par un seul faisceau.

FIG. **20**. L'entrecroisement des prolongements cylindraxils de cellules commissurales dans la commissure antérieure : *a*, collatérales du cordon latéral; *sm*, sillon médian antérieur; *cc*, canal central tapissé par quelques cellules épendymaires.

FIG. **21**. Coupe transversale du cerveau moyen d'un embryon de lapin presque à terme, montrant la disposition des cellules épendymaires autour de l'aqueduc de SYLVIUS.

FIG. **22**, **23**, **24**, **25** et **26**. Différents types de cellules de neuroglie de la substance blanche et de la substance grise de la moelle d'un embryon de vache.

FIG. **27**. Cellule nerveuse de la substance gélatineuse de ROLANDO dont le prolongement cylindraxil se rend dans la substance blanche de la zone marginale des cornes postérieures (embryon de vache).

FIG. **28** et **29**. Grandes cellules nerveuses de la couche moléculaire du cervelet de la souris adulte. Les deux petites cellules *a* et *b* de la FIG. **28** sont dépourvues de prolongement cylindraxil et sont appelées : petites cellules de la couche moléculaire.

FIG. **30**, **31** et **32**. Différentes terminaisons des branches collatérales du prolongement cylindraxil des mêmes grandes cellules nerveuses dans le cervelet de poule adulte.

## PLANCHE III.

FIG. **33**. Grande cellule nerveuse à cylindre-axe court de la couche granuleuse du cervelet d'un chat de huit jours.

FIG. **34**. Cellule analogue située au même niveau que les cellules de PURKINJE, envoyant ses prolongements protoplasmatiques jusqu'à la surface de la couche moléculaire et son prolongement cylindraxil dans la couche granuleuse.

FIG. **35**. Grandes cellules de la couche moléculaire du cervelet de poule adulte.

FIG. **36**. Les prolongements cylindraxils avec leurs branches collatérales des grandes cellules nerveuses de la couche moléculaire d'un chien de 20 jours.

FIG. **37**. Le corps des cellules de PURKINJE et les touffes terminales des branches collatérales du prolongement cylindraxil des cellules de la couche moléculaire chez la poule adulte.

FIG. **38**. Une cellule de neuroglie de la couche moléculaire du cervelet d'un chat de huit jours.

FIG. **39**. Aspect des cellules de PURKINJE sur une coupe frontale du cervelet de poule adulte.

FIG. **40**. Coupe antéro-postérieure du cervelet de souris adulte montrant les grains ou petites cellules nerveuses de la couche granuleuse.

FIG. **41**. Coupe frontale du cervelet de souris adulte.

FIG. **42**. Cellule de neuroglie de la couche granuleuse du cervelet d'un chat de huit jours.

FIG. **43**. Une cellule de PURKINJE du cervelet de chat de 8 jours recouverte par la couche des grains superficiels dans laquelle nous n'avons représenté que la striation due aux prolongements des cellules de neuroglie (fibres de BERGMANN).

FIG. **44**. *a*) Une cellule de PURKINJE du cervelet d'un embryon de vache dont le prolongement cylindraxil émet trois branches collatérales. *b*) Mode de terminaison d'une fibre nerveuse terminée en plexus.

FIG. **45** et **46**. Fibres mousseuses de la substance blanche du cervelet d'un chat de huit jours.

FIG. **47**. Cellule de neuroglie de la substance blanche du cervelet d'un chat de huit jours.

## PLANCHE IV.

FIG. **48**. Une cellule de neuroglie de la substance blanche du cervelet d poule adulte.

FIG. **49**. Cellules radiculaires de la moelle cervicale d'un chat de deux jours

FIG. **50**. Fibres mousseuses de la substance blanche du cervelet de souris adulte

FIG. **51**. Cellule de neuroglie étoilée de la couche granuleuse du cervelet de chat

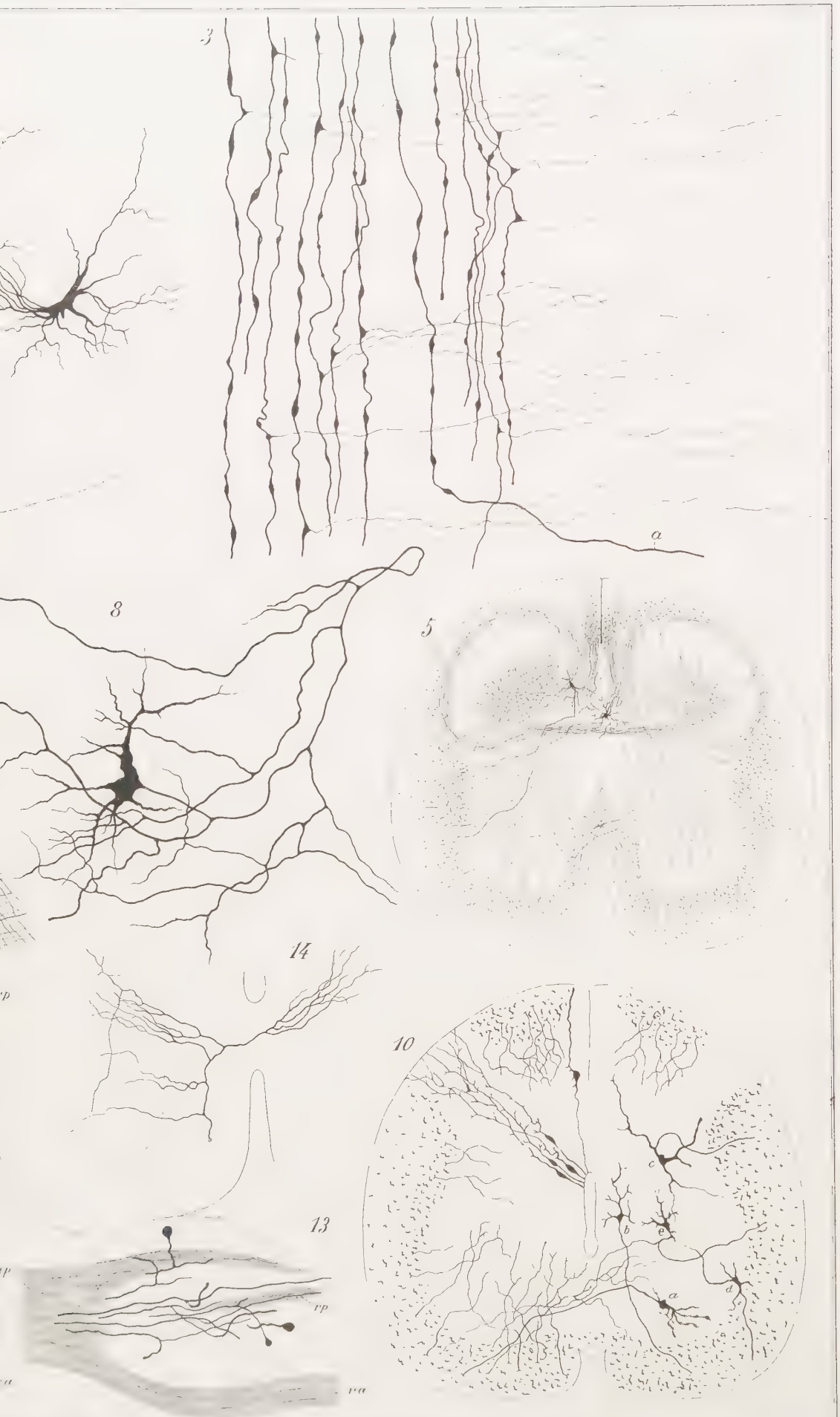
FIG. **52**. Cellules de neuroglie de la commissure antérieure et de la substanc blanche dans la moelle de chat.

FIG. **53**. Cellules de neuroglie dans le septum médian dorsal.

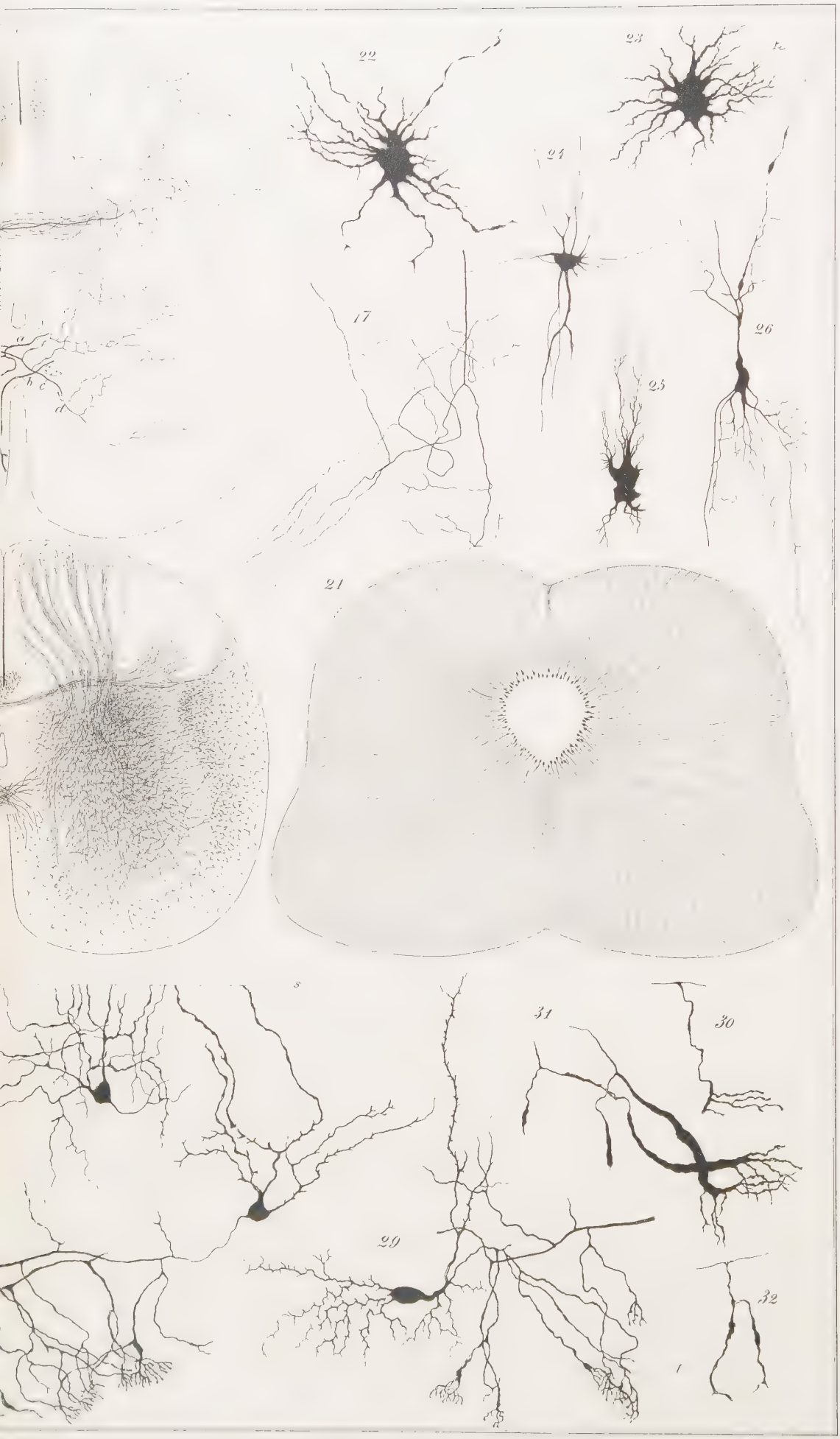
FIG. **54**. Figure schématique montrant les différents éléments qui entrent dan la constitution de la couche corticale grise du cervelet.

FIG. **55**. Figure schématique montrant les trois espèces de fibres nerveuses d la substance blanche (en partie d'après Ramón y Cajal).

Planche I

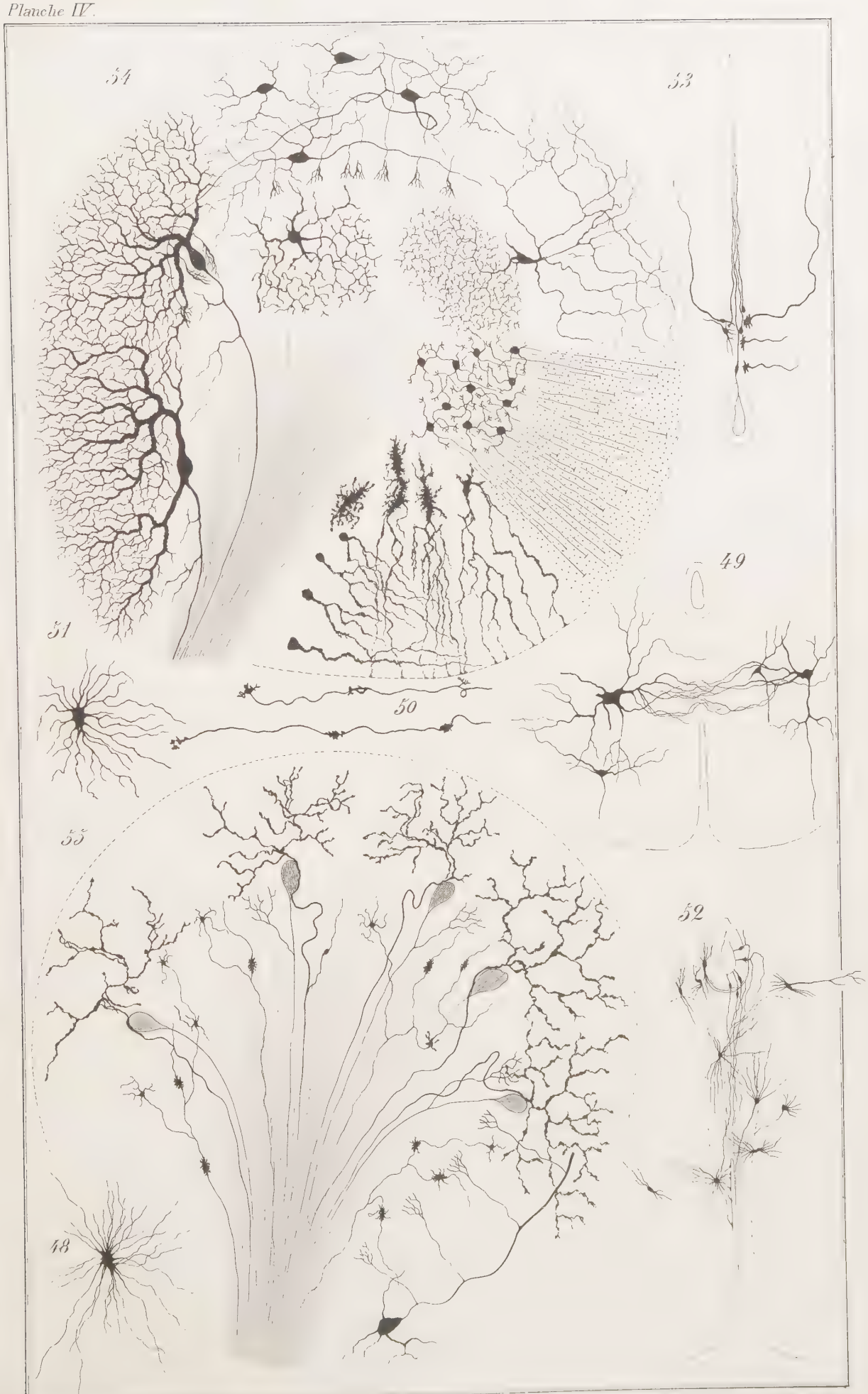

3
a
8
5
14
10
c
b
e
d
a
13
rp
va

15
16
18
19
20
a
c c
sm
27


22
23
24
17
26
25
21
29
31
30
32

33
47
34
39
40
42
43
38

46
35
36
45
41
37
44
b
a




A Van Gehuchten ad nat del
Lith Ch Dumont

SUR LA

# STRUCTURE DE L'ÉCORCE CÉRÉBRALE

DE

## QUELQUES MAMMIFÈRES

PAR

S. RAMON Y CAJAL,

PROFESSEUR D'HISTOLOGIE A L'UNIVERSITÉ DE BARCELONE.

# SUR LA STRUCTURE DE L'ÉCORCE CÉRÉBRALE

DE

## QUELQUES MAMMIFÈRES (1).

Parmi les problèmes anatomiques qui ont le plus attiré l'attention et exercé la sagacité des savants, se place, sans contredit, celui de la structure de l'écorce cérébrale des mammifères. Or, les difficultés que l'on rencontre dans cette étude sont si grandes que, malgré les nombreux travaux dont elle a été l'objet, on peut affirmer que notre ignorance dépasse notre science, et qu'il faudra encore sans doute une longue série de recherches pour arriver à la connaissance complète de la fine anatomie des circonvolutions et des ganglions cérébraux.

Notre ignorance est telle que, aujourd'hui encore, à une question aussi importante et aussi simple que l'est celle des connexions générales des cellules nerveuses, la science ne peut répondre que par des hypothèses plus ou moins probables.

Les causes pour lesquelles cette question des relations des éléments entre eux, résolue en ce qui concerne la plupart des tissus, résiste encore à la multiplicité de nos efforts, sont multiples. Ce sont, d'une part, l'énorme grandeur et l'extraordinaire complication des expansions nerveuses et protoplasmiques, et d'autre part, l'absence d'un ciment abondant séparant nettement les contours cellulaires; car les éléments nerveux, ainsi que tous les dérivés ectodermiques, manquent de la propriété de sécréter des matières amorphes; leurs expansions cellulaires sont en contact intime, et s'entrecroisent comme les filaments d'un feutre.

(1) Une partie de ce travail a été publiée en espagnol : Textura de las circunvoluciones cerebrales de los mamiferos inferiores, 10 dec. 1890. Et : Sobre la existencia de colaterales y bifurcaciones en las fibras de la sustancia blanca del cerebro, 20 dec., 1890.

On comprend aisément, étant donné cet enchevêtrement de milliers de filaments d'une grande longueur, combien seront limités et insuffisants les éclaircissements fournis par l'examen des coupes minces. Une section fine de la substance grise, colorée par n'importe quelle méthode, ne présentera jamais qu'une masse informe de tronçons de fibres et de fragments de cellules, dont la comparaison avec ceux d'autres coupes du même organe ne nous apporterait presque aucune lumière, par suite de l'aspect uniformément granuleux des expansions cellulaires et du manque de relief des fibrilles nerveuses sans myéline.

Il n'y a donc pas lieu de s'étonner de ce que les savants, qui ont appliqué exclusivement ces méthodes imparfaites, soient tombés dans de graves erreurs. Il ne pouvait en être autrement, et, au lieu de les critiquer, nous devons admirer plutôt les résultats vraiment importants que produisirent de si opiniâtres et si pénibles investigations. La démonstration de l'expansion fonctionnelle des cellules nerveuses, la découverte des éléments névrogliques, la disposition des fibres médullaires, la forme et l'arrangement par stratification des divers corpuscules nerveux de l'écorce, ont été le fruit de ces travaux qui, dans l'histoire de la science, seront toujours inséparables des noms de Gerlach, Wagner, Schultze, Deiters, Stieda, Krause, Kölliker, Exner, etc.

La méthode des coupes fines, et surtout celle de la dissociation, nous ont révélé beaucoup de détails relativement à la forme et à la contexture des éléments nerveux. Mais, il est juste de le reconnaître, les connaissances approfondies que nous avons acquises sur la morphologie des cellules nerveuses et névrogliques du cerveau et du cervelet, datent seulement de l'emploi de la méthode de coloration élective au chromate d'argent, dont M. Golgi (1) est l'auteur.

Les recherches de ce savant ont mis hors de discussion les faits généraux suivants :

1° Terminaison libre des expansions protoplasmiques des cellules nerveuses et de celles des corpuscules en araignée ou névrogliques.

2° Existence de collatérales ramifiées dans les cylindre-axes.

3° Existence de deux espèces cellulaires, quant aux propriétés du cylindre-axe, à savoir : les cellules où cette expansion perd son individualité à force de se ramifier, sans parvenir à la substance blanche; les cellules

(1) Golgi : Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso, Milano, 1885.

dont la prolongation nerveuse, malgré ses nombreuses collatérales, conserve son individualité et se continue avec un tube de la substance blanche.

Les travaux plus récents de Tartuferi (1), Mondino (2), Fusari (3), Nansen (4), Kölliker (5), Toldt et Kahler (6), Obersteiner (7), Petrone (8), Marchi (9), Magini (10), Falzacappa (11), Flechsig (12), Edinger (13), His (14) et les nôtres (15) confirment et complètent en quelques points les admirables découvertes de l'histologiste italien.

En ce qui concerne la fine structure du cerveau, Golgi nous a révélé la forme des cellules et l'agencement des expansions protoplasmiques de l'écorce; il a démontré la présence des prolongations nerveuses dans tous les corpuscules pyramidaux, et dévoilé la part considérable que prennent à la formation de la substance filamenteuse intercellulaire les ramifications des cylindre-axes; il nous a enfin fait connaître l'énorme longueur des expansions protoplasmiques périphériques des pyramides, dont la plupart arrivent jusqu'à la couche moléculaire, s'y entrecroisent en un plexus très serré et se mettent en connexion avec des filaments névrogliques.

---

(1) Tartuferi : Sull'anatomia microscopica delle eminence bigemine dell'uomo e degli altri mammiferi; *Gazzetta med. italiana*, Ser. VIII°, Tom. III, 1877.

(2) Mondino : Ricerche macro-microscopische sul centri nervosi ; Torino, 1887.

(3) Fusari : Untersuchungen über die feinere Anatomie des Gehirnes der Teleostier ; *Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol.*, 1887.

(4) Nansen : The structure and combination of the histological elements of the central nervous system; Bergen, 1887.

(5) Kölliker : Die Untersuchungen von Golgi über den feineren Bau des centralen Nervensystems ; *Anatom. Anz.*, II, p. 480, 1887.

(6) Toldt et Kahler : Lehrbuch der Gewebelehre, 1888, 3. Auf.

(7) Obersteiner : Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorganen; Wien, 1888.

(8) Petrone : Intorno allo studio della struttura della nevroglia dei centri nervosi cerebrospinali. Not. prev. ; *Gaz. degli Ospitali*, 1887.

(9) Marchi : Sulla fina struttura dei corpi striati e dei talami ottici ; *Rev. speriment. di Frenatr.*, XII, 1887.

(10) Magini : Neuroglia e cellule nervose cerebrali nei feti ; *Atti dell XII. Congresso medico* Pavia, 1888.

(11) Falzacappa : Genesi della cellula specifica nervosa et intima struttura del sistema centrale, nervoso degli uccelli; *Bolet. della societa di naturalisti in Napoli*, Ser. I, Vol. II, 1888.

(12) Flechsig : Ueber eine neue Färbungsmethode des centralen Nervensystems, etc ; *Arch. f. Anat. u. Physiol.* (Physiol. Abtheilung, 5 u. 6, 1889.)

(13) Edinger : Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, etc , 2. Auflage; Leipzig, 1889.

(14 His : Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente ; *Ref. in der anat. Section des internat. med. Congresses zu Berlin*, Sitzung vom 7. Aug., 1890.

(15) Ramón y Cajal : Estructura de los centros nerviosos de las aves, el Cerebelo; *Rev. trim. de Histologia*, n° 1, 1888. — Sobre las fibras nerviosas de la capa molecular del cerebelo; *Rev. trim. de Histologia*, n° 2, 1888.

Après Golgi, Flechsig (1) a démontré, à l'aide d'une méthode spéciale de coloration, que les ramifications des cylindre-axes de l'écorce ont une gaîne de myéline, et que les divisions des fibres ont lieu au niveau des étranglements des tubes; opinion que nous avions aussi soutenue à propos de certaines ramifications des fibres du cervelet et du lobe optique.

Tout récemment Martinotti (2) a découvert que les fibres à myéline de la première zone de l'écorce sont ramifiées, et naissent de quelques cylindre-axes ascendants provenant de certains éléments pyramidaux placés dans les couches profondes.

Malgré ces notables découvertes, le problème des connexions des éléments de l'écorce reste sans solution satisfaisante. On connaît bien l'hypothèse imaginée par Golgi pour se rendre compte des rapports fonctionnels des cellules nerveuses. Entre ces dernières, il y aurait un réseau très riche constitué : 1° par les collatérales des cylindre-axes des cellules du premier type (*cellules motrices*); 2° par les ramilles terminales des expansions nerveuses des cellules du second type (*cellules sensitives*); 3° par les ramifications des fibres nerveuses venant de la substance blanche (*nerfs sensitifs*). Ces vues ont été admises par quelques auteurs, notamment par Tartuferi, Fusari, Martinotti. Mais, il faut le dire, malgré la grande autorité de Golgi, l'hypothèse des réseaux intercellulaires de la substance grise perd du terrain, et devient chaque jour de plus en plus invraisemblable; tandis que l'opinion de l'indépendance des cellules et des terminaisons des fibres nerveuses elles-mêmes tend à se généraliser, à la suite des travaux de Forel (3), His (4), Kölliker (5) et des nôtres (6). Retzius (7) a constaté récemment dans les ganglions des crustacés, c'est-à-dire dans la *Punktsubstanz* de Leydig, l'arsenal où les défenseurs des réseaux ont puisé leurs arguments les plus puissants, l'indépendance cellulaire et la libre

(1) Flechsig : Ueber eine neue Färbungsmethode des centralen Nervensystems, etc. ; *Bericht d. Kais. sächs. Gesellsch. d. wissensch. math. phys Clas.*, Stutt., 1889.

(2) Martinotti : Beitrag zum Studium der Hirnrinde und dem centralen Ursprung der Nerven; *Intern. Monats. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. VII, 1890.

(3) Forel : Einige hirnanatomische Betrachtungen und Ergebnisse; *Arch. f. Psychiatr.*, Bd. XVIII.

(4) Loc. cit. et : Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes u. der Nervenwurzeln; *Abhandl. d. math. phys. Class. d. Konigl. sächsischen Gesellsch. d. Wissensch.*, Bd. XIII, n. VI, 1886.

(5) Kölliker : Zur Anatomie des centralen Nervensystems. Das Rückenmark; *Zeitschrift f. wissenschaf. Zool*, LI, 1890.

(6) Ramón y Cajal : Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux; *Anat. Anz.*, 1890, n° 4. — Et aussi : Sur l'origine et la direction des prolongations nerveuses de la couche moléculaire du cervelet; *Intern. Monatssch. f. Anat. u. Physiol.*, 1889, Bd. VI.

(7) Retzius : Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen, *Biol. Unters.*, *Neue Folge*, I ; Stockholm, 1890.

terminaison des arborisations des cylindre-axes. Ces faits sont des plus intéressants.

Si nous passons du problème des connexions générales des cellules et des fibres nerveuses à celui des rapports des éléments de l'écorce soit entre eux, soit avec les fibres d'association ou les fibres commissurales, nous verrons bientôt que, à part quelques hypothèses basées sur des recherches d'anatomie pathologique ou de pathologie expérimentale, nous n'en savons pour ainsi dire rien encore. Et il faut reconnaître que ni la méthode embryologique de Flechsig, ni celles de Weigert et de Golgi ne nous fournissent à cet égard aucune preuve anatomique directe, capable de trancher définitivement la question.

Mais si nous ne pouvons supprimer les imperfections des méthodes, ni les difficultés inhérentes à la coloration et surtout à la poursuite complète des fibres nerveuses de l'écorce — la longueur énorme des fibres empêchant de les retrouver tout entières dans une seule coupe —, nous sommes en mesure de les atténuer un peu en posant les problèmes à résoudre dans des conditions plus favorables.

Ces conditions sont : 1° l'emploi de mammifères très petits (souris, rats, chauve-souris, etc.), afin de diminuer autant que possible les distances des fibres et le volume des diverses couches de l'écorce; 2° l'étude faite de préférence sur le cerveau embryonnaire; celui-ci offrant une structure plus simple, presque schématique, la méthode de Golgi y fournit des résultats plus complets et plus constants, surtout en ce qui concerne la coloration des cylindre-axes.

Il est clair que, malgré l'application de ces règles, nous sommes encore très loin d'avoir résolu les graves questions relatives à la structure de l'écorce cérébrale, car les difficultés que l'on rencontre sont extraordinaires. Nous avons cependant pu recueillir quelques détails qui élargissent un peu nos connaissances sur la morphologie des éléments du cerveau, et qui aideront peut-être à mieux poser, dans l'avenir, la question des connexions réciproques des éléments des circonvolutions.

## Technique.

Comme nous l'avons déjà indiqué ailleurs, nous nous servons de préférence de la méthode rapide de Golgi. Pour le cas particulier de l'étude du corps calleux et de l'écorce cérébrale, nous usons surtout de petits mammifères de quelques jours : souris et rats, depuis la naissance jusqu'à

un mois d'âge, et même d'embryons de mammifères arrivés presqu'à terme : rat, souris, lapin, cobaye.

L'époque la plus favorable pour l'obtention de la coloration des cellules nerveuses de l'écorce n'est pas la même pour tous les petits mammifères. Chez la souris, par exemple, le temps *optimum* oscille entre le 8e et les 25e ou 30e jours. Dans les premiers jours qui suivent la naissance, les éléments sont si embryonnaires que les bonnes imprégnations de l'écorce sont très rares. Pour le lapin, l'époque favorable est plus rapprochée de la naissance (du 1r au 15e jour), parce que l'écorce cérébrale est plus développée que chez la souris.

Dans les embryons de souris, de rat, de lapin, les cellules s'imprègnent d'une façon très incertaine; en revanche les éléments épithéliaux, les vaisseaux et les fibres nerveuses se colorent assez constamment, pourvu que le temps consacré au durcissement ne dépasse pas 2 ou 3 jours.

La durée de durcissement des pièces dans le mélange osmio-bichromique doit se prolonger pendant 2, 3 ou 5 jours, lorsqu'il s'agit de mammifères nouveau-nés d'une certaine taille (lapin, cobaye, chat), et, à plus forte raison, s'ils sont âgés de 8 à 15 jours.

Ce temps varie pour chaque animal et pour chaque degré de développement; on peut dire la même chose en ce qui concerne la coloration de certains éléments à l'exclusion des autres. Ainsi, pour arriver à colorer les cellules de la couche moléculaire chez le lapin, il faut durcir pendant 5 jours à peu près (lapin âgé de 8 jours); tandis que les collatérales de la substance blanche en demandent 6 ou 7.

Il est très important, pour assurer les résultats, d'opérer toujours sous une température presque constante. Nous choisissons durant l'hiver celle de 25° à 26°, et dans ce but nous employons une étuve pourvue d'un thermorégulateur. Aux basses températures, le durcissement exige une durée plus longue, qu'il faut déterminer par tâtonnements.

La grandeur des morceaux à durcir a bien son importance aussi : leur épaisseur ne peut dépasser un demi-centimètre, pour une quantité de mélange de 25 à 30 cent. cubes.

Quelquefois on n'obtient pas de réaction, ou celle-ci est très imparfaite, parce qu'on a dépassé la durée nécessaire pour l'imprégnation. Dans ce cas, après la sortie du bain d'argent nous plongeons de nouveau les pièces dans le mélange, pendant 24 ou 36 heures, et nous essayons une deuxième fois la réaction. Souvent on obtient ainsi des imprégnations plus

complètes, portant parfois jusque sur les éléments conjonctifs, musculaires, cartilagineux, etc.; on réussit même à colorer des éléments nerveux qui ne se teignent presque jamais dans les conditions ordinaires.

Lorsqu'il s'agit de colorer les éléments superficiels du cerveau, il est très important de préserver les couches périphériques des pièces des dépôts cristallins de chromate d'argent; cela s'obtient par les moyens indiqués par Martinotti (1) et Sehrwald (2). Quelquefois, en laissant la *pie-mère* et l'*arachnoïde* sur l'écorce, avant le durcissement, on évite en grande partie ces dépôts, principalement lorsqu'on opère sur le lapin (3). On arrive au même résultat en enduisant la surface des pièces d'une mince couche de sang frais du même animal; la couche adhère très bien aux pièces lors de la coagulation, et se laisse couper plus aisément que l'enduit de gélatine conseillé par Sehrwald. D'ailleurs, ce vernissage sanguin — qui doit, bien entendu, s'opérer sur les pièces fraîches, avant le durcissement — nous a rendu également de bons services dans l'imprégnation des fibres nerveuses du cœur et de la rétine des petits mammifères.

Quant aux proportions des substances qui constituent soit le mélange osmio-chromique, soit le bain d'argent, nous n'avons introduit aucune modification; nous nous en sommes tenu à ce que nous avons signalé dans d'autres brochures (4).

Relativement à la conservation des coupes imprégnées, malgré les nouvelles modifications apportées par Greppin (5) et Obregia (6), nous restons fidèle, sauf pour certains détails, à la façon d'opérer de Golgi. D'après nos expériences, les traitements du dépôt de chromate d'argent soit par

(1) Martinotti : Su alcuni migloramenti della tecnica della reazione al nitrato d'argento, etc.; *Ann. di Freniatria*, Vol. I, 1889.

(2) Sehrwald : Zur Technik der Golgischen Färbung; *Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie*, Bd. VI, 1889, p. 443.

(3) L'addition au mélange d'une ou deux gouttes d'une solution concentrée d'acide chromique nous a donné souvent de très bons résultats en ce qui concerne la coloration des fibrilles collatérales. Dans la moelle épinière cette modification est avantageuse, surtout lorsqu'il s'agit de couper la moelle avec la colonne vertébrale (petits mammifères); en effet la matière inorganique des os est dissoute par l'acide chromique. Du reste, cet acide accélère sensiblement le durcissement.

(4) Sur l'origine et la direction des prolongations nerveuses de la couche moléculaire du cervelet; *Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys.*, Bd. VI, 1889. — Et : Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire; *Anat. Anz.*, nº 3 et 4, 1890.

(5) Greppin : Weiterer Beitrag zur Kenntniss der Golgischen Untersuchungsmethode des centralen Nervensystems; *Archiv f. Anat. u. Physiol.*; *Suppl. H.*, p. 55, 1889.

(6) Obregia : Fixirungsmethode der Golgi'schen Präparate des Centralennervensystems. — *Virch. Archiv*, CXXII. 1890, p. 387.

l'acide hydro-bromique (Greppin), soit par le chlorure d'or (Obregia), fixent bien, il est vrai, les expansions protoplasmiques et les gros cylindre-axes, mais ils rongent toujours et font souvent disparaître les plus fines collatérales.

### Écorce cérébrale.

Nos observations ont porté de préférence sur la région psycho-motrice de l'écorce; le reste de celle-ci offre des caractères un peu distincts, que nous aurons l'occasion d'étudier dans un autre travail.

Les coupes frontales de l'écorce des petits mammifères (rat, souris, lapin, etc.) montrent très distinctement les couches cellulaires, reconnues par les auteurs dans le cerveau de l'homme.

On sait d'ailleurs que les savants ne sont pas d'accord quant au nombre des couches de l'écorce cérébrale. Meinert (1) en admet 5; Stieda (2), Henle (3), Boll (4) et Schwalbe (5) les fixent à 4, et Krause (6) en décrit 7.

Golgi, ne pouvant rencontrer de limites tranchées dans les diverses zones décrites par les auteurs, prend le parti de diviser l'écorce grise en 3 couches égales, ou en trois tiers : *superficiel*, *moyen* et *profond* (7).

Il est indubitable que les zones de la substance grise corticale se continuent par des transitions graduelles, sauf la couche première ou moléculaire, dont les limites sont assez précises. Cependant, malgré tout, nous trouvons plus commode pour l'étude la division en 4 couches, admise par quelques auteurs, notamment par Schwalbe; car, en réalité, les 4e et 5e couches de Meinert n'en font qu'une seule, et les plexus nerveux et les couches 4e et 6e, que Krause considère comme des zones spéciales, ne possèdent pas non plus une individualité manifeste, mélangées qu'elles sont avec des éléments nerveux.

---

(1) Meinert : Vom Gehirne der Säugethiere; *Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben*, 2. Band, p. 694, 808. — Et aussi : Skizze des menschlichen Grosshirnstammes nach seiner Aussenform und seinen innern Bau; *Arch. f. Psychiat.*, Bd. IV, 1874.

(2) Stieda : Studien über das centrale Nervensystem der Vögel und Säugethiere; *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XIX Bd, 1868.

(3) Henle : Handbuch der Nervenlehre des Menschen, 1879.

(4) Boll : Die Histiologie und Histiogenese der nervösen Centralorgane; *Archiv f. Psychiatr.* (v. Westphal), Bd. IV, 1874.

(5) Schwalbe : Lehrbuch der Neurologie, 1881.

(6) Krause : Allgemeine u. microscopische Anatomie, 1876

(7) Golgi : Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso; 1886, Milano.

Nous adopterons la nomenclature de MEINERT-SCHWALBE, parce que, dans l'état actuel de la science, il serait difficile de la remplacer sans tomber dans des confusions regrettables; d'ailleurs, elle ne préjuge rien quant à la nature et au rôle physiologique des cellules de l'écorce.

1. COUCHE PAUVRE EN CELLULES (1e *couche* de MEINERT, *couche sans cellules* de STIEDA, *stratum moléculaire* de certains auteurs).

Cette zone, assez épaisse dans les petits mammifères, prend dans les préparations teintes par le carmin ou par la méthode de WEIGERT une apparence finement granuleuse, parfois nettement réticulaire.

La partie la plus externe de cette couche renferme plusieurs éléments névrogliques, comme l'ont reconnu plusieurs auteurs, notamment GOLGI et MARTINOTTI, qui ont fait une bonne description de ces corpuscules.

Mais les facteurs les plus importants et qui constituent la plus grande partie de la première couche sont les suivants : 1° des fibres nerveuses; 2° des cellules nerveuses spéciales; 3° des expansions protoplasmiques des pyramides placées dans les couches sous-jacentes.

a) *Fibres nerveuses* : FIG. **4** et **6**.

Lorsqu'on examine une coupe de l'écorce cérébrale traitée par la méthode de WEIGERT, on voit la couche moléculaire traversée par un grand nombre de fibres médullaires variqueuses, d'épaisseur très variable et dirigées horizontalement ou presque parallèlement à la surface cérébrale. Ces fibres ont été découvertes, il y a longtemps, par KÖLLIKER (1) à l'aide du procédé de la potasse, et, plus tard, EXNER (2) les a très bien décrites en faisant usage de la méthode de l'acide osmique. Récemment aussi, OBERSTEINER (3), EDINGER (4) et MARTINOTTI (5) ont étudié et dessiné ces fibres, en employant la coloration à l'hématoxyline de WEIGERT-PAL.

Mais ces méthodes ne colorent qu'une partie très minime des fibres nerveuses de la première couche, car la plupart manquent de myéline. Or, pour faire ressortir des fibrilles nerveuses sans myéline, il faut user de la méthode rapide de GOLGI, en l'appliquant surtout aux mammifères jeunes.

(1) KÖLLIKER : Handbuch der Gewebelehre, 1852.

(2) EXNER : Zur Kenntniss vom feineren Bau der Grosshirnrinde; *Sitzungsber. d. Kais. Acad. der Wissensch. in Wien*, 1881.

(3) OBERSTEINER : Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane, etc., Wien, 1888.

(4) EDINGER : Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, etc., 2. Auflage, 1889.

(5) MARTINOTTI : Beitrag zum Studium der Hirnrinde, etc.; *Intern. Monatsschr. f. Anatom. u. Physiol.*, Bd. VII, 1890.

Dans les bonnes préparations on observe une multitude extraordinaire de fibrilles très fines, FIG. 6 *A*, PL. I, souvent variqueuses et flexueuses, siégeant surtout dans la portion la plus superficielle de la couche moléculaire, et orientées dans toutes les directions, mais principalement dans la direction horizontale. Chez les petits animaux, tels que souris, rat, lapin, on reconnaît en outre que la plupart des fibrilles suivent une direction antéro-postérieure.

Plusieurs de ces fibres sont nettement ramifiées, comme l'a reconnu MARTINOTTI, lequel a observé aussi que quelques-unes de ces fibres descendent dans les couches sous-jacentes, et se continuent avec certains cylindre-axes. Nous reviendrons sur ce fait, dont nos observations confirment l'exactitude.

b) *Cellules nerveuses.*

Les cylindre-axes descendants que nous venons de mentionner ne fournissent qu'une partie des ramifications nerveuses qui se révèlent dans la première couche, aussi bien par la méthode de WEIGERT que par celle de GOLGI. Nos observations démontrent qu'une portion de ces fibres tirent leur origine de cellules nerveuses spéciales, siégeant dans la dite couche, au milieu du plexus nerveux superficiel, FIG. **1**, **2** et **3**, PL. I.

Ces cellules se trouvent déjà mentionnées par tous les anatomistes des vingt dernières années, tels que MEINERT, HENLE, SCHWALBE, KRAUSE, RANVIER, TOLDT et KAHLER, OBERSTEINER, etc. Elles ont été considérées comme des corpuscules étoilés ou triangulaires, placés çà et là, à des distances considérables, dans toute l'épaisseur de la première couche, laquelle, par suite de ce fait, a reçu la désignation de zone *pauvre en cellules* (*zellenarme Schicht*). Mais, en raison de l'inefficacité de la méthode de GOLGI quant à la coloration de ces éléments, les savants qui s'en sont servis dans l'étude de l'écorce, tels que GOLGI, MONDINO, EDINGER et MARTINOTTI ont fini par faire abstraction de ces cellules; ils les ont considérées comme étant probablement des corpuscules de névroglie.

Outre le témoignage des anatomistes qui ont fait usage des procédés anciens de coloration, il existe un fait qui nous a donné la ferme conviction de l'existence de cellules nerveuses dans la couche moléculaire; le voici. Quand on examine la susdite couche sur le cerveau de l'homme et des mammifères élevés, après imprégnation pas la méthode de WEIGERT, on y trouve, outre des fibres minces à myéline, quelques autres fibres extrêmement

grosses, plus épaisses encore que celles qui descendent jusqu'aux couches sous-jacentes de la substance grise, FIG. 4,*b*. Or, si ces fibres robustes étaient des tubes médullaires, remontant à la zone moléculaire et s'y ramifiant pour devenir horizontales, il faudrait supposer qu'une fibre mince serait capable de donner naissance à un grand nombre de tubes médullaires plus épais : fait quelque peu étrange et, peut-être, sans précédent dans l'anatomie des centres nerveux. Ajoutons encore qu'il est impossible d'apercevoir une continuité entre ces fibres épaisses horizontales et les autres plus minces qui ont un cours ascendant.

A force de tentatives d'imprégnation chez les mammifères jeunes, nous avons réussi à fournir la preuve directe de l'existence de cellules nerveuses spéciales, dont les cylindre-axes correspondent en partie aux grosses fibres dont nous venons de parler. C'est chez le lapin de quelques jours que nous avons le mieux réussi l'imprégnation; cependant on parvient à les colorer, quoique moins constamment, sur la souris, le rat et le chat de même âge.

Ces cellules sont de trois espèces : 1° les cellules polygonales à un seul cylindre-axe; 2° les cellules fusiformes, pluripolaires; 3° les cellules triangulaires ou irrégulières, pluripolaires.

*Cellules polygonales*, FIG. 3, PL. I.

Ces éléments sont peu nombreux, épars sans ordre dans toute l'épaisseur de la couche moléculaire. Ils sont de forme polygonale ou étoilée, et pourvus de 4, 5, ou même d'un plus grand nombre d'expansions protoplasmiques variqueuses, divergentes et ramifiées. Ces expansions marchent en tout sens, atteignant au-dessus la surface libre du cerveau, et pénétrant en dessous jusqu'à la couche des petites pyramides.

Le cylindre-axe part d'ordinaire d'un point latéral de la cellule, plus rarement des parties supérieures et inférieures. Il a une direction soit horizontale, soit ascendante, et se ramifie ensuite en donnant naissance à un grand nombre de fibrilles fines, variqueuses, dont le trajet est variable, mais souvent parallèle à la surface libre. Ces ramilles n'ont jamais de tendance à descendre aux couches sous-jacentes; elles restent toujours dans les limites de la couche moléculaire, et s'y terminent librement.

*Cellules fusiformes*, FIG. 1, PL. I.

Ces éléments sont minces, à contour lisse et énormément allongés. Chez le lapin de 8 jours, où ils se colorent très bien, ils apparaissent

parfaitement fusiformes, horizontaux et étendus en direction antéro-postérieure : circonstance qui nous oblige à les étudier sur les coupes de même orientation.

Les expansions protoplasmiques, au nombre de deux, partent des pôles de la cellule suivant des directions opposées; elles se prolongent horizontalement sur une étendue considérable — et c'est à cause de cette extrême longueur que l'on arrive assez rarement à trouver dans les coupes des éléments complets —, finalement, après un cours variable et presque rectiligne, elles se coudent à angle obtus, et remontent jusque près de la surface cérébrale, où elles semblent finir librement, FIG. 1, *d*. Pendant leur trajet horizontal, ces expansions émettent des ramilles protoplasmiques collatérales, qui paraissent aussi se terminer dans la partie la plus élevée de la zone moléculaire. Cependant cette terminaison n'apparaît pas toujours bien nettement, par suite des dépôts irréguliers de chromate d'argent qui souillent très souvent la limite externe de la dite couche.

Le prolongement cylindraxil ne part ni du corps cellulaire, ni de la partie la plus grosse des expansions protoplasmiques; c'est pour cela que nous ne pouvions le distinguer dans nos premières préparations, un peu incomplètes d'ailleurs. Mais, en continuant nos observations à l'aide d'imprégnations mieux réussies, nous avons été frappé de voir que le cylindre-axe était double, parfois triple, et qu'il sort des branches protoplasmiques, à une grande distance du corps cellulaire.

Lorsque le cylindre-axe est double, ce qui arrive souvent, chaque expansion nerveuse naît des prolongements protoplasmatiques, au niveau de l'angle obtus que ceux-ci dessinent pour devenir ascendants, FIG. 1, *a*. Ensuite ces expansions marchent dans une direction opposée et antéro-postérieure, en parcourant une étendue considérable de la couche moléculaire; ce qui empêche d'ordinaire de poursuivre leur trajet en entier. A angle droit, ou à peu près, partent de ces cylindre-axes un grand nombre de collatérales ascendantes, qui paraissent se terminer par des ramilles variqueuses, après s'être dichotomisées quelques fois. Ces rameaux, qui nous semblent se terminer librement, restent toujours sur le terrain de la première zone, et viennent compliquer extrêmement la structure de cette couche cérébrale.

Parfois, outre ces deux cylindre-axes à direction antéro-postérieure, que nous venons de décrire, on en aperçoit un autre naissant sur le trajet rectiligne des branches protoplasmiques polaires, et même de quelque rameau protoplasmique secondaire. Ces cylindre-axes surnuméraires ont

le plus souvent une direction ascendante, et se comportent du reste comme les cylindre-axes principaux, FIG. 1, *b*.

Les cellules fusiformes de la couche moléculaire ne sont pas très fréquentes. Dans une coupe antéro-postérieure de l'écorce d'un lapin de huit jours, qui mesurait un demi-centimètre de longueur, nous en avons trouvé 6 ou 7. Nous pensons cependant qu'elles sont plus abondantes; car il faut tenir compte de la rareté et de la difficulté de leur imprégnation. Très souvent la couche moléculaire ne donne pas de réaction, par excès de durcissement dans le mélange; ou bien elle est souillée par des précipités irréguliers; d'autres fois les fibrilles nerveuses sont exclusivement colorées et il est impossible de déterminer leur origine.

Comme l'on pouvait s'y attendre, les préparations simplement colorées au carmin, à la nigrosine, etc., révèlent ces éléments avec une certaine clarté. Ils sont en effet peu abondants, bien que dans certaines régions de l'écorce ils semblent assez nombreux. Leur corps fusiforme est très pâle, et n'attire ni le carmin, ni l'acide osmique; il ressort en clair sur le fond obscur et granuleux. Le noyau est allongé et dirigé dans le même sens que la cellule, FIG. 4, *c*.

*Cellules triangulaires*, FIG. 2 *A* et *B*.

Il s'agit d'éléments plus épais et plus nombreux que les précédents, et dont la plupart possèdent un corps triangulaire et trois expansions protoplasmiques grosses et fort longues, presque rectilignes et peu ramifiées. Communément on en trouve deux, soit obliques, soit horizontales, mais qui tendent à monter dans la couche moléculaire. La troisième est descendante; elle se divise bientôt pour donner naissance à deux branches très longues, parfois arciformes et horizontalement dirigées, FIG. 2, *c*. D'ailleurs, on rencontre plusieurs variations quant à la forme, au nombre et à la direction des expansions.

Les cylindre-axes sont au nombre 2, 3, 4, ou même plus. Ils sortent toujours des branches protoplasmiques, et apparaissent communément sur le trajet des expansions antéro-postérieures, FIG. 2, *a*. On peut facilement observer le fait suivant : quels que soient le mode d'origine et la direction initiale, les cylindre-axes se portent constamment vers le haut de la couche moléculaire, en s'y ramifiant à plusieurs reprises et devenant plus ou moins horizontaux. Quelques ramilles semblent se terminer librement par des ramuscules courts et variqueux; mais la grande étendue du champ que ces

ramilles traversent empêche, même sur les bonnes imprégnations, de poursuivre la totalité des arborisations.

On peut considérer comme une variété cellulaire très rapprochée de celle que nous venons de décrire, celle qui est représentée sur la FIG. **2**, *C* et *D*. Ces éléments sont plus petits, et possèdent un corps plus ou moins arrondi. Ils se caractérisent surtout par ce que, outre l'une ou l'autre expansion naissant des branches protoplasmiques, ils en donnent une autre qui part du corps, se ramifie promptement et se termine aussi par des ramilles ascendantes dans le haut de la couche moléculaire.

Les éléments nerveux à plusieurs cylindre-axes ont certains caractères communs qu'il convient de faire remarquer. Ils ont le corps muni d'un nombre très restreint d'expansions protoplasmiques, en comparaison des cellules ordinaires. Les prolongations protoplasmiques sont d'une longueur énorme, devenant toujours plus ou moins horizontales et manquant des varicosités et des épines caractéristiques de toutes les cellules de l'écorce, y compris les polygonales de la première zone. Pour bien apprécier ces différences, il suffit de comparer les éléments de la FIG. **3** (polygonaux à un cylindre-axe) et **6**, avec ceux qui sont représentés dans les FIG. **1** et **2**.

Les cylindre-axes multiples que nous décrivons ont-ils réellement la signification d'expansions fonctionnelles de cellules nerveuses? Nous pensons que le doute est impossible à cet égard, à moins de modifier les idées courantes sur les propriétés anatomiques des cylindre-axes. Nous voulons seulement affirmer que tous les prolongements nerveux dessinés dans la FIG. **1** et **2**, partant des expansions protoplasmiques des cellules bipolaires et triangulaires, présentent la totalité des caractères assignés aux expansions nerveuses, à savoir : une minceur extrême par rapport aux prolongements protoplasmiques, des contours parfaitement lisses, le maintien de leur diamètre originaire, une longueur énorme et des ramifications extraordinairement délicates et à angle droit, enfin leur couleur café clair, à cause de la minceur du dépôt d'argent, etc. Ajoutons encore l'impossibilité de distinguer ces fibres des cylindre-axes provenant d'autres cellules, avec lesquels elles sont mélangées.

Nous pensons, en outre, que les cylindre-axes des cellules bipolaires, et peut-être ceux des éléments triangulaires, sont revêtus d'une gaîne de myéline. Car nous avons remarqué souvent un accord parfait entre le cours et la longueur des cylindre-axes polaires des cellules mentionnées, d'une part, et ceux de certaines fibres à myéline de la couche moléculaire, d'autre part. Ce sont particulièrement certains tubes horizontaux, antéro-postérieurs,

plus gros que les autres et placés dans la partie inférieure du plexus nerveux superficiel, FIG. **4**, *b*, qui nous paraissent présenter ce caractère (1).

Chez le lapin, où nous avons remarqué souvent ces coïncidences, on observe de plus que presque toutes les fibrilles à myéline possèdent une direction antéro-postérieure, les plus minces et variqueuses siégeant plus superficiellement. Chez l'homme, les tubes gros sont encore plus abondants; mais ils n'ont pas une orientation régulière, ni ne sont réunis d'une façon constante dans la portion inférieure du plexus nerveux superficiel.

c) *Expansions protoplasmiques terminales des pyramides.*

La couche moléculaire est traversée, comme GOLGI l'a reconnu le premier, par les expansions périphériques des cellules nerveuses pyramidales. Ces expansions se ramifient plusieurs fois dans l'épaisseur de la zone mentionnée, et la plupart des ramilles, après un cours variable, souvent horizontal ou oblique, se terminent vers la surface libre, en dessous de la *pie-mère*; ce que MARTINOTTI a très bien observé. Il y a cependant des branches protoplasmiques obliques ou arciformes qui se terminent dans les différents plans de la couche moléculaire, s'entrecroisant avec les fibrilles nerveuses, FIG. **7** *A*, PL. **2**. Nous n'avons pu trouver des rapports spéciaux entre ces branches protoplasmiques et les vaisseaux ou les cellules névrogliques.

Les ramilles protoplasmiques terminales des pyramides ne sont pas lisses de contour, comme les auteurs semblent les représenter; elles sont hérissées de dents naissant à angle droit, ou presque droit, FIG. **7** et **5**, et terminées par un bout rond et un peu épaissi. On trouve aussi des épines collatérales, quoique moins nombreuses, dans les grosses tiges ascendantes des moyennes et grandes pyramides, depuis le moment où elles commencent à émettre des ramilles dans les couches profondes de l'écorce.

Les panaches terminaux de toutes ces branches protoplasmiques radiales dans la couche moléculaire s'y entrecroisent à angles variables, à la façon de l'enchevêtrement des arbres dans une forêt très épaisse. Dans les petits espaces laissés par ces branches, probablement dans les échancrures séparant deux épines, se trouvent les innombrables fibrilles nerveuses de la susdite couche.

(1) L'existence de cylindre axes surnuméraires n'est pas un fait isolé dans la science. Nous les avons trouvés, il y a quelques mois, dans certaines cellules de grande taille du lobe optique des oiseaux. Des expansions cellulaires ayant la même valeur ont été récemment mentionnées par RETZIUS dans les ganglions des invertébrés.

Il est impossible de contempler avec indifférence, comme le font certains savants, cette admirable relation établie entre les fibres nerveuses de la première couche et la portion finale de presque tous les éléments pyramidaux de l'écorce. Cette connexion, qui se montre d'une façon constante chez tous les mammifères dans toutes les régions de l'écorce, y compris la corne d'Ammon et le lobe olfactif, doit avoir une grande importance dans le fonctionnement du cerveau. Rappelons qu'une disposition semblable se trouve dans la couche moléculaire du cervelet — qui représente la première couche de l'écorce —, où concourent aussi, de même que dans le cerveau, une multitude d'expansions protoplasmiques des cellules de Purkinje et un nombre infini de fibrilles nerveuses sans myéline (fibrilles parallèles provenant des cylindre-axes des grains). Enfin, il est un fait très général, celui de l'accumulation des expansions protoplasmiques dans les endroits où se trouvent des fibrilles nerveuses sans myéline, ou bien des arborisations terminales de certains cylindre-axes (bulbe olfactif, rétine, tubercules quadrijumeaux, lobe optique des oiseaux, etc.).

Dans nos travaux antérieurs (1), nous avons considéré les branches protoplasmiques des cellules nerveuses, non comme des *suceurs* de nutrition ou d'absorption, suivant l'opinion de Golgi, mais comme des dispositions permettant d'établir, par des contacts multiples, des communications de l'action nerveuse soit entre les cellules voisines, soit entre des éléments lointains. Lorsque la transmission nerveuse doit se réaliser à grande distance, nous avons admis, en nous appuyant sur des exemples, que la propagation de l'ébranlement nerveux a lieu entre les arborisations protoplasmiques, d'une part, et celles des fibres nerveuses sans myéline, d'autre part.

En appliquant ces principes à l'interprétation de la structure de la couche moléculaire du cerveau, nous ferons d'abord observer que les éléments fusiformes et triangulaires superficiels, à l'aide de leurs cylindre-axes multiples et de leurs expansions protoplasmiques très longues, sont en contact et s'entremêlent avec un grand nombre de panaches protoplasmiques terminaux des cellules pyramidales sous-jacentes. Il ne semble donc pas invraisemblable que des groupes considérables de ces dernières, siégeant dans des régions éloignées et dans diverses profondeurs de l'écorce cérébrale,

(1) Ramón y Cajal : Conexion general de los elementos nerviosos; *La medicina practica*, 1889. — A propos de certains éléments bipolaires du cervelet avec quelques détails nouveaux sur l'évolution des fibres cérébelleuses; *Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol*, Bd. VII, 1890.

soient associés dynamiquement, par suite de ces contacts multiples. C'est en supposant cette action coordinatrice que nous avons désigné, dans un autre travail (1), les éléments de la couche moléculaire sous le nom de *cellules d'association*.

Outre cette fonction de coordination, les cellules de la première couche peuvent aussi remplir quelqu'autre rôle dynamique, qu'il nous est impossible de déterminer, dans l'état actuel de la science.

2. Couche des petites pyramides (*deuxième couche* de Meinert, *strato superiore* de Golgi).

Cette couche est constituée par l'agglomération en diverses files d'un nombre considérable de cellules pyramidales de petite taille, dont la dimension s'accroît à mesure qu'elles occupent une place plus profonde. La disposition et les propriétés de ces cellules chez les mammifères sont identiques à celles que Golgi a décrites chez l'homme, fig. **7**, *B*.

Les cellules de cette couche, qui sont situées au-dessous de la moléculaire, ne sont pas proprement pyramidales. Chez les petits mammifères, elles sont plutôt polygonales ou étoilées. De la partie supérieure et latérale de leur corps cellulaire, on voit partir seulement quelques expansions protoplasmiques divergentes, se terminant en ramilles épineuses dans la zone moléculaire ; tandis que de la partie inférieure procède le cylindre-axe fin, quasi rectiligne, et descendant comme celui de toutes les cellules sous-jacentes de la même zone, fig. **7** *c*, **14** *j* et **15** *m*.

Où va le cylindre-axe des petites pyramides? Comment se comportent ses collatérales? C'est là un des points les plus obscurs de l'anatomie cérébrale. Golgi, dans son important ouvrage, dessine les dites expansions seulement dans une petite partie de leur cours. Martinotti les suit sur une étendue plus grande, et y signale la présence de collatérales ramifiées. Mais en aucun cas, me semble-t-il, ces auteurs ne sont arrivés à suivre ces cylindre-axes jusqu'à la substance blanche : ce qui s'explique fort bien par la longueur énorme et la minceur extrême que ces fibres offrent chez les mammifères supérieurs.

Nos premières tentatives d'imprégnation pour suivre le cours complet de ces cylindre-axes ne furent pas couronnées de succès. Mais, en choisissant comme objets d'étude les petits mammifères nouveau-nés, nous sommes

(1) Ramón y Cajal : Sobre la existencia de celulas nerviosas especiales en la primera capa de la corteza cerebral ; *Gac. med Catalana*, déc., 1890.

arrivé à les poursuivre jusqu'à la substance blanche, d'où, suivant la région cérébrale, ils passent au corps strié (région antérieure et latérale du lobe antérieur). Mais dans les régions corticales placées au-dessus des ventricules latéraux, ces cylindre-axes participent probablement, ainsi que l'a indiqué Monakow, à la formation du corps.calleux. Nous reviendrons sur ce dernier fait.

Durant leur trajet descendant à travers la substance grise, les expansions nerveuses des petites et moyennes pyramides émettent des collatérales fines, naissant à angle droit, ou à peu près, et se terminant par une petite nodosité, après un trajet presque rectiligne soit transversal, soit oblique.

Cette terminaison libre peut seulement s'observer dans les cerveaux un peu embryonnaires, chez la souris de 8 à 12 jours, par exemple; chez les animaux adultes cela est impossible, à cause de l'énorme longueur qu'acquièrent les collatérales et des fréquentes dichotomies qu'elles présentent.

Il est à remarquer que ces collatérales procèdent uniquement de la moitié supérieure du trajet du cylindre-axe ; la portion inférieure, plus amincie et fort pâle, descend flexueusement sans émettre de ramilles jusqu'au moment où elle pénètre dans la substance blanche, fig. **14**, *j*.

Nous avons vu parfois le cylindre-axe se terminer dans les zones moyennes de l'écorce par une dichotomie, après avoir perdu son individualité et sa direction primitives, fig. **15**, *a*; néanmoins, on ne peut nier la possibilité que l'une des branches ne puisse atteindre, après un cours plus ou moins oblique, la couche de substance blanche.

En résumé, la grande majorité, la totalité peut-être, des cylindre-axes des petites pyramides arrivent à la substance blanche, et se continuent avec des tubes nerveux médullaires.

3. Zone des grandes pyramides (*troisième couche* ou *formation de la corne d'Ammon* de Meinert, *couche moyenne de cellules nerveuses* de Stieda, *strato medio* de Golgi).

Unie par des transitions insensibles avec la couche antérieure, cette zone se présente chez les petits mammifères avec les mêmes caractères que chez l'homme; les différences qui existent sont secondaires et tout de détail. Les corps cellulaires sont un peu moins nettement pyramidaux et presque ovoïdes; leur volume est moins grand que chez l'homme, il garde une certaine proportion avec la taille de l'animal; les expansions protoplas-

miques basilaires sont plus courtes et moins nombreuses que chez l'homme; il en est de même de celles qui procèdent de la grande tige externe ou radiale, FIG. **7**.

Le cylindre-axe est épais; il descend quasi en ligne droite jusqu'à la substance blanche, où il se continue soit avec une fibre d'association, soit avec un tube de la couronne rayonnante. Sur ce point nous n'avons pas le moindre doute. Car nous avons eu bien souvent l'occasion de suivre le cours total du cylindre-axe à travers l'écorce et dans une portion considérable de la substance blanche. Du reste, GOLGI affirme aussi avoir vu arriver les mêmes cylindre-axes jusqu'à la substance blanche; mais, chez l'homme, leur poursuite présente naturellement de très grandes difficultés.

Les collatérales des cylindre-axes des grandes pyramides sont très nombreuses; elles sortent soit à angle droit, soit à angle obtus. Sur beaucoup d'entre eux, nous avons compté 7 à 8 collatérales, mais le plus souvent leur nombre peut se réduire à 4 ou 5, surtout dans les pyramides plus inférieures. Le tiers profond du cylindre-axe est d'habitude flexueux, et ne fournit pas généralement de collatérales, FIG. **14**, *a*.

La direction que suivent les collatérales est ordinairement horizontale ou oblique; elles conservent communément leur rectitude et se dichotomisent une ou deux fois. Il n'est pas rare d'observer que les plus hautes prennent un cours ascendant, se ramifient et s'étendent par leurs ramilles jusque près de la zone moléculaire; en certains cas on remarque que deux ou trois collatérales procèdent d'une petite tige courte d'origine.

En ce qui concerne la terminaison, celle-ci a toujours lieu par un bout libre, granuleux ou épaissi, sans arborisation finale. Comme nous l'avons indiqué plus haut, cette circonstance ne peut être bien constatée que dans l'écorce des petits mammifères jeunes. Chez le rat et la souris de 4 à 8 jours, par exemple, on remarquera que presque toutes les collatérales se terminent à la même distance et de la même manière, c'est-à-dire, par un petit épaississement, FIG. **14**, *j* et **15**, *m*. Le cerveau adulte présente des collatérales beaucoup plus longues et ramifiées, mais essentiellement identiques, quant à leur manière d'être, à celles du cerveau jeune; seulement leur poursuite entière est très difficile et souvent absolument impossible.

4. COUCHE DES ÉLÉMENTS POLYMORPHES (3e et 4e *couche* de MEINERT, *couche des petites cellules nerveuses* de SCHWALBE, *strato profundo* de GOLGI, etc.)

Cette zone présente une grande variété dans la forme et dans les dimensions des cellules. En général, les éléments qui la composent sont

plus ou moins globuleux et d'un volume de beaucoup inférieur à celui des grandes pyramides, FIG. 7 *g*, *j*, *h*. Mais on y voit aussi, comme GOLGI l'a reconnu déjà chez l'homme et les mammifères supérieurs, un grand nombre de cellules fusiformes, et même de vraies pyramides orientées de la même manière que celles de la 2e et 3e couche. La plupart de ces éléments quelle que soit leur forme, fournissent des expansions protoplasmiques ascendantes et descendantes, mais d'une orientation moins rigoureuse que celle des pyramides. Les ascendantes, souvent représentées par une seule tige très épaisse, peuvent arriver jusqu'au-delà des zones moyennes de l'écorce, mais jamais nous ne les avons vues atteindre la couche moléculaire. Les descendantes marchent plus ou moins obliquement, comme vers la substance blanche, au-dedans de laquelle elles pénètrent quelquefois. Des côtés du corps cellulaire partent aussi quelques expansions plus grêles, plus courtes, plus flexueuses et plus variqueuses que les autres, FIG. 7 et 15.

La plus grande partie des cylindre-axes descendent en décrivant de grandes sinuosités, pour s'adapter aux courbes des corpuscules globuleux dominant dans cette couche. Pendant leur trajet, ils fournissent diverses collatérales fines, très flexueuses et de cours irrégulier, et finalement ils se continuent, déjà beaucoup plus amincis, avec une fibrille très délicate de la substance blanche. Cette continuation a été observée par nous, d'une manière certaine, sur plusieurs cellules : cellules globuleuses, fusiformes et triangulaires de cette couche, ainsi que sur les cellules placées près des grandes pyramides et, enfin, sur celles qui siègent dans le voisinage de la substance blanche.

Le mode de terminaison dans la substance blanche a lieu tantôt par bifurcation (division en Y ou en T), tantôt, et le plus souvent, par un simple coude. En ce dernier cas, le cylindre-axe devenu horizontal peut se diriger soit en dedans, soit en dehors, et semble aller en des régions différentes de l'écorce.

Chez les petits mammifères (souris, chauve-souris, rat, etc.), la couche profonde, c'est-à-dire celle des cellules polymorphes, s'étend par en bas jusque dans l'épaisseur de la substance blanche. En effet, parmi les faisceaux de celle-ci, on aperçoit quelques corpuscules généralement fusiformes ou étoilés, dont les expansions protoplasmiques marchent en tout sens, mais principalement dans la direction des fibres de la dite substance. De quelques-unes de ces cellules part un cylindre-axe se continuant avec un tube de la substance blanche; toutefois on remarque que ce cylindre, chez

beaucoup de cellules, affecte une direction ascendante, il se comporte donc comme celui des cellules sensitives de Golgi.

5. CELLULES A CYLINDRE-AXE COURT.

Outre les corpuscules des diverses zones de l'écorce cérébrale, on voit épars, çà et là, et sans ordre, deux espèces d'éléments : les cellules sensitives de Golgi, et les cellules dont le cylindre-axe s'élève jusqu'à la couche moléculaire.

a) *Cellules sensitives de* Golgi.

Ces cellules découvertes par Golgi, et retrouvées par Martinotti, sont peu abondantes; elles se rencontrent dans toutes les couches cérébrales, mais spécialement dans celle des corpuscules polymorphes, fig. **7**, *j*, **9** et **10**.

Elles sont grandes et étoilées, quelquefois allongées dans le sens radial; leurs expansions protoplasmatiques se dirigent dans toutes les directions, se ramifiant et se dichotomisant successivement, sans atteindre jamais une grande longueur et sans arriver à la couche moléculaire.

Le cylindre-axe, bien décrit par Golgi et Martinotti, se caractérise par ce fait qu'il n'a pas d'orientation fixe. Parfois il descend, tandis que d'autres fois il monte, ou se dirige plus ou moins horizontalement. Il est caractérisé surtout par ce que, après un cours peu étendu et sinueux, il se termine en une arborisation ample, très compliquée et complétement libre, fig. **9**, *cc*.

Suivant Golgi, ces ramifications nerveuses formeraient par leur union avec d'autres fibres ramifiées, un réseau diffus et extraordinairement compliqué, au moyen duquel communiqueraient, d'une façon indirecte, tous les éléments nerveux soit entre eux, soit avec les fibres de la substance blanche (fibres sensitives). Martinotti (1) soutient aussi cette opinion, et il va jusqu'à admettre l'existence de branches anastomotiques unissant les cylindre-axes descendants des pyramides (cellules du 1r type) (2); mais l'existence des réseaux nerveux dans la substance grise est, comme nous avons eu l'occasion de l'indiquer plus haut, une simple hypothèse anatomique qui n'a pas été confirmée. On peut en dire autant en ce qui concerne l'existence des prétendues branches anastomotiques décrites par Martinotti.

(1) Martinotti : Su alcuni miglioramenti della tecnica della reazione al nitrato d'argento, etc.; *Annali di Freniatria*, vol. I, 1889, p. 34.

(2) Mondino incline aussi à admettre ces anastomoses Voir : Ricerche macro e microscopiche sui centri nervosi. Torino, 1887.

Ce qui a conduit ce dernier savant à supposer l'existence d'anastomoses, c'est une particularité relativement fréquente des cellules sensitives de Golgi, à savoir : la présence, dans l'arborisation terminale de leurs cylindre-axes, de ramilles nerveuses droites et longues, soit ascendantes, soit descendantes, et assez semblables aux cylindre-axes des pyramides, FIG. **9** et **10**, *b*.

Mais une observation attentive démontre : 1° que les dites ramilles verticales sont toujours très minces, et qu'elles émettent rarement des collatérales à angle droit, ce qui est le propre des véritables cylindre-axes des pyramides; 2° qu'après un cours variable elles vont s'amincissant peu à peu, et se terminent par une varicosité ou bien par quelques ramilles granuleuses, FIG. **9**, *b*; 3° enfin, jamais elles ne se terminent en cellules nerveuses.

Du reste, toutes les ramifications des cylindre-axes des cellules sensitives se comportent de même; après un cours flexueux pendant lequel elles embrassent le corps des cellules nerveuses, elles finissent librement, après avoir fourni des ramilles collatérales petites, courtes et variqueuses, FIG. **9**, *c*.

Pour faire la démonstration de la libre terminaison de ces arborisations, il faut se garder de les observer seulement chez les animaux adultes. Car, chez ceux-ci, bien qu'encore très petits, chez la souris, par exemple, l'arborisation est tellement étendue et compliquée qu'il est impossible d'en poursuivre les ramilles d'une manière complète. Au contraire, rien n'est plus facile que de suivre les ramilles terminales dans le cerveau de la souris de peu de jours, et dans celui du chat et du lapin nouveau-nés, FIG. **9**, PL. II.

Si nous étions amené à énoncer une opinon sur la signification des cellules sensitives de Golgi, nous n'hésiterions pas, vu la disposition de leur arborisation nerveuse, et le nombre des cellules avec lesquelles elles entrent en contact, à les considérer comme des *corpuscules d'association*. Outre certaines actions encore inconnues, ces éléments pourraient bien avoir pour but de rendre l'action nerveuse solidaire d'un groupe de cellules nerveuses plus ou moins rapprochées.

b) *Cellules à cylindre-axe ascendant*, FIG. **6**.

Golgi avait déjà mentionné dans la couche profonde de l'écorce certaines cellules dont le cylindre-axe, au lieu de descendre, montait vers la périphérie; mais c'est à Martinotti que revient le mérite d'avoir constaté que, au moins pour quelques-unes de ces cellules, l'expansion nerveuse s'arborise dans la couche moléculaire.

La cellule représentée par Martinotti dans son mémoire siège dans la couche des moyennes ou petites pyramides, et affecte une forme triangulaire. Dans nos préparations de l'écorce de la souris, du rat et du lapin, ces éléments sont en majeure partie fusiformes ou globuleux, et ont leur siège dans le tiers profond de l'écorce; dans la zone des pyramides moyennes ou petites ils sont beaucoup plus rares. La fig. **6** représente les cellules les plus communes de cette espèce, qui se rencontrent dans nos préparations.

Les corpuscules fusiformes, fig. **6**, *b*,*b*, sont orientées comme les pyramides et présentent un corps allongé, d'où partent une ou deux expansions descendantes et une ascendante, moins longue et se ramifiant promptement. Le cylindre-axe part communément du haut du corps cellulaire, ou bien de la branche protoplasmique ascendante; il monte presque verticalement, en fournissant quelques collatérales, et finalement il parvient à la couche moléculaire. Là il se décompose en une arborisation de fibrilles quasi horizontales, de grande extension. Souvent le cylindre-axe, une fois arrivé à la susdite zone, se bifurque en projetant ses branches principales en sens opposé; d'autres fois il se courbe simplement, marchant horizontalement et fournissant diverses ramilles à angle aigu. Enfin, quelquefois aussi le cylindre-axe, avant de s'infléchir ou de se bifurquer dans la partie supérieure de la zone moléculaire, émet des collatérales horizontales, siégeant dans la partie plus inférieure de cette zone.

La grande étendue parcourue par ces fibres dans la première couche met obstacle à l'observation de l'arborisation entière d'un cylindre-axe. Toutefois, les coupes horizontales de la dite couche montrent l'énorme étendue des ramifications terminales et la grande variété de directions que suivent ces dernières, lesquelles, comme toutes les ramifications nerveuses, semblent finir librement par des extrémités variqueuses. Les ramilles plus fines et terminales se caractérisent par leur cours très flexueux, et aussi par cette particularité qu'elles émettent de petites épines ou ramuscules courts, granuleux, sortant à angle droit ou obtus, et se terminant par une varicosité.

Toutes les cellules à cylindre-axe ascendant n'envoient pas leurs expansions nerveuses à la zone moléculaire. On voit aussi des éléments, fig. **6**, *c*, Pl. I, dont le cylindre-axe, après avoir marché quelque temps vers la périphérie, se décompose, soit dans la deuxième zone, soit dans la troisième, en ramifications étendues, dans lesquelles dominent des ramilles à cours horizontal ou parallèle à la superficie cérébrale. Ces corpuscules

diffèrent des éléments sensitifs de Golgi en ce que leur arborisation nerveuse terminale est relativement pauvre, et qu'ils conservent sur une étendue considérable l'individualité de leur prolongement fonctionnel.

6. FIBRES DE LA SUBSTANCE BLANCHE S'ARBORISANT DANS LA SUBSTANCE GRISE.

Tous les auteurs depuis Gerlach admettent la ramification dans la substance grise de fibres nerveuses sensitives provenant d'autres régions du système nerveux, peut-être des nerfs sensitifs. Golgi soutient aussi cette opinion; il suppose que les ramifications de ces fibres, probablement sensitives, contribuent à constituer le réseau diffus de la substance grise. D'autres auteurs, Monakow (1), par exemple, admettent non seulement que des fibres ramifiées, venant d'autres compartiments nerveux pénètrent dans la substance grise; mais encore que toutes les régions cérébrales sont le point de départ de fibres d'association, et le point de terminaison en pinceau de fibres de même nature, arrivées d'autres parties des centres.

Mais les indications de ces auteurs sont bien vagues; il semble qu'ils ont été amenés à admettre l'existence de ces fibres plutôt par des inductions théoriques, que par des observations anatomiques directes. Golgi, qui, indubitablement, les a vues dans le cervelet, ainsi que cela résulte de ses dessins, ne les représente ni ne les décrit spécialement dans l'écorce cérébrale; la description générale qu'il en donne, en traitant de l'origine des nerfs, fait douter si réellement il les a vues dans l'écorce, ou s'il n'a pas pris plutôt pour elles des cylindre-axes de pyramides incomplétement imprégnés.

Les doutes qui précèdent ont pour cause la très grande difficulté avec laquelle on obtient la coloration de ces fibres. Jamais dans les cerveaux adultes il ne nous a été possible de les imprégner en employant les trois méthodes d'imprégnation de Golgi. Déjà, nous désespérions de pouvoir en démontrer l'existence, quand, récemment, sur le cerveau de la souris de 8 jours et sur celui du lapin nouveau-né, elles se sont révélées à nos regards avec une parfaite clarté.

Disons d'abord que nous possédons un critérium suffisamment certain pour les reconnaître. Ce sont d'ordinaire les fibres les plus grosses parmi celles qui croisent la substance grise de l'écorce cérébrale; leur épaisseur

(1) Monakow : Rôle des diverses couches de cellules ganglionnaires dans le gyrus sigmoïde du chat; *Arch. des scien. phys. et nat.*, XX, 10 octobre 1888.

surpasse de beaucoup celle des cylindre-axes des pyramides géantes; en outre, elles se différencient de ces derniers en ce que leur cours est tantôt oblique, tantôt horizontal ou en zigzag, FIG. **16**, *a*, *b*.

Ces fibres arrivent de la substance blanche, à travers laquelle nous les avons suivies à quelque distance. Elles se courbent à angle droit ou obtus, pour pénétrer dans l'écorce et, après un trajet variable, mais presque toujours oblique, elles se divisent en deux ou trois grosses branches divergentes. Ces branches se lèvent obliquement, et parcourent une grande étendue; puis elles se dichotomisent plusieurs fois et, finalement, leurs ramilles les plus fines se terminent par d'amples arborisations libres et variqueuses, placées de préférence au niveau des petites et moyennes pyramides.

Durant ce trajet ascendant, la tige émet quelques grosses collatérales qui marchent presque horizontalement et en ligne droite, FIG. **16**, *d*, sur une énorme étendue de la substance grise. D'autres fois c'est une de ces mêmes branches de bifurcation qui prend un trajet horizontal ou légèrement oblique, et dont le trajet peut dépasser un demi-millimètre. Enfin, il arrive parfois que c'est la tige nerveuse qui change de direction; d'abord horizontale ou oblique, elle devient bientôt ascendante, et commence ses dichotomies.

Le vaste plexus de ramifications produites par les dites fibres embrasse la deuxième et la troisième couche et une partie de la quatrième. Parfois, nous avons eu l'occasion de suivre aussi quelques ramilles jusqu'à la zone moléculaire, où elles formaient des arborisations variqueuses, FIG. **16**, *c*.

Les fibres que nous venons de décrire ne s'anastomosent jamais avec d'autres fibres de la substance grise, ni ne se terminent en cellules nerveuses. Leur abondance varie suivant les préparations, mais, à en juger par quelques coupes, où elles étaient particulièrement colorées, on ne peut douter qu'elles constituent un facteur très important de l'écorce cérébrale.

La comparaison des préparations exécutées suivant la méthode de GOLGI avec celles obtenues par la méthode de WEIGERT démontre, avec la plus grande évidence, que toutes ces fibres et leurs branches principales possèdent une enveloppe de myéline, singulièrement épaisse. Par suite de cette grande épaisseur de la myéline, et surtout à cause de leur trajet irrégulier, tantôt horizontal, tantôt oblique, on peut les distinguer des cylindre-axes des pyramides, dont le cours, comme on le sait, est presque droit et descendant (faisceaux radiés de fibres médullaires).

Après les avoir observées chez les petits mammifères, il n'est pas difficile de les reconnaître dans les coupes des circonvolutions de l'homme,

après coloration par la méthode de Weigert-Pal. A notre avis, toutes les fibres extraordinairement grosses, de cours oblique ou horizontal, qui croisent la substance grise dans les zones moyennes et inférieures de l'écorce, appartiennent à cette variété. On y découvre facilement de véritables étranglements de la myéline, ainsi que de très longs segments interannulaires.

### 7. Fibres myéliniques et amyéliniques de l'écorce.

Dans plusieurs paragraphes antérieurs, nous avons déjà indiqué quelles sont les fibres qui présentent une enveloppe de myéline; mais il nous paraît utile d'examiner ce point d'une façon plus détaillée.

La première question qui se présente c'est de savoir si toutes les collatérales et toutes les fibres nerveuses sont pourvues d'une gaîne médullaire. Lorsque l'on compare une coupe de l'écorce du lapin ou du rat, après coloration par le procédé de Weigert-Pal, avec une autre bien imprégnée par celui de Golgi, on remarque des ressemblances et des divergences.

La moitié profonde de la substance grise présente un aspect semblable; à l'aide des deux modes de préparation on découvre les faisceaux radiés des cylindre-axes décrits par les auteurs, et un plexus interfasciculaire très serré correspondant à la réunion des fibrilles collatérales. Naturellement, ce plexus est beaucoup moins riche dans les préparations de Weigert, parce que les dernières ramilles des collatérales manquent de myéline. On peut d'abord inférer de ces observations que les cylindre-axes des pyramides, moyennes et grandes, et très probablement aussi ceux des cellules polymorphes, possèdent une gaîne médullaire.

Une étude comparative de ce genre prouve que les cylindre-axes ascendants destinés à la couche moléculaire, de même que les branches principales de l'arborisation terminale en sont également pourvus.

Les cylindre-axes des petites pyramides nous semblent manquer de cette enveloppe, à moins que la myéline ne commence à grande distance de leur naissance. En effet, les rares fibres médullées qui croisent la partie inférieure des petites pyramides sont obliques, courtes et semblables aux collatérales arrivées de parages plus profonds; de plus, le petit nombre d'entre elles, qui sont ascendantes, paraissent aboutir à la zone moléculaire, coïncidant avec les cylindre-axes ascendants déjà mentionnés.

Quant aux collatérales des pyramides, nous croyons que toutes celles de grosseur moyenne ou plus grande sont munies d'une gaîne médullaire ; cela a été constaté déjà par Flechsig, à l'aide de sa méthode de coloration.

Cet auteur a remarqué aussi un fait que nous avions signalé déjà dans des travaux antérieurs, à savoir : que les divisions y ont lieu, comme dans les tubes périphériques, au niveau des étranglements. Si cette particularité ne peut s'y constater aussi bien que dans les terminaisons nerveuses périphériques, cela tient à ce que les étranglements dépourvus de myéline sont tellement allongés dans les fibres centrales, qu'on prend d'habitude pour des tubes distincts les divers segments d'un même filament nerveux.

### 8. PLEXUS NERVEUX DE LA SUBSTANCE GRISE.

Les intervalles qui existent entre les cellules nerveuses sont remplis par un plexus de fibrilles variqueuses. Ce plexus est composé des éléments suivants : 1° collatérales des pyramides et des éléments polymorphes; 2° arborisations terminales des cellules sensitives de GOLGI; 3° ramilles collatérales et terminales de quelques éléments à cylindre-axe ascendant; 4° fibrilles collatérales provenant des fibres d'association de la substance blanche; 5° arborisation terminale des fibres d'association et probablement d'autres tubes nerveux d'organes centraux plus lointains; 6° collatérales et arborisations terminales des fibres du corps calleux.

On comprend facilement l'énorme complication du plexus nerveux intercellulaire de la substance grise, et l'impossibilité absolue qu'il y a de déterminer pour chaque espèce de fibres leur terminaison détaillée, c'est-à-dire, le nombre et la qualité des éléments nerveux avec lesquels elles se mettent en rapport. C'est pour ce motif que nous sommes obligé d'envisager ce plexus dans son ensemble, en nous bornant à indiquer quelles sont les fibres nerveuses qui semblent dominer dans chaque portion ou couche de l'écorce.

Le premier plexus nerveux, extraordinairement riche, correspond à la zone moléculaire. Il comprend : 1° des cylindre-axes des cellules pluripolaires et polygonales; 2° des cylindre-axes ascendants provenant de cellules profondes de l'écorce; 3° des fibrilles collatérales de la substance blanche.

Le second plexus est plus pauvre en fibrilles que le précédent, et correspond aux petites pyramides. Il contient : 1° des collatérales ascendantes des cylindre-axes des moyennes et petites pyramides (peut-être aussi des collatérales ascendantes des grandes pyramides); 2° des arborisations collatérales de cylindre-axes ascendants; 3° des arborisations terminales des fibres ramifiées venant de la substance blanche.

Le troisième plexus (*strie externe* de BAILLARGER) est très dense et très abondant en fibres médullaires. Il correspond au niveau des pyramides

grosses et moyennes, et il est composé principalement : 1° de la réunion d'un grand nombre de collatérales provenant des cylindre-axes des petites et moyennes pyramides : 2° de plusieurs collatérales ascendantes des cylindre-axes des grosses pyramides.

Le quatrième plexus embrasse la zone des corpuscules polymorphes et il est constitué par : 1° des collatérales des cylindre-axes des cellules géantes; 2° des collatérales des corpuscules polymorphes (surtout dans la partie plus profonde); 3° des arborisations terminales des cylindre-axes des cellules sensitives de Golgi.

Dans certaines régions de l'écorce, la portion moyenne de ce plexus, où concourent probablement la plupart des collatérales des pyramides géantes, se montre formée d'un grand nombre de fibres à myéline, relativement épaisses (*seconde strie* de Baillarger, *plexus nerveux interne* de Krause).

A part le premier, ces divers plexus ne sont pas parfaitement délimités ni dans l'écorce de l'homme, ni dans celle des mammifères inférieurs; cela tient à ce que les ramilles collatérales, dont ils se composent principalement, n'occupent point une place fixe et séparée, celles qui proviennent d'une zone cellulaire se mélangeant avec celles d'une autre.

Les préparations de Weigert ne donnent qu'une idée très incomplète des plexus de collatérales, parce que les innombrables ramifications variqueuses et terminales qui entourent les cellules de l'écorce manquent de myéline. Le second plexus est à peine représenté, dans les coupes colorées à l'hématoxyline de Weigert, par quelques fibrilles médullaires délicates et obliques.

Chez les petits mammifères : cobaye, rat, souris, le nombre de collatérales portant une gaîne de myéline est beaucoup moindre que chez l'homme et les mammifères supérieurs. Car la couche moléculaire et celles des pyramides petites et moyennes ne possèdent que quelques fibrilles médullaires, correspondant probablement à des cylindre-axes ascendants et à ceux des éléments multipolaires. On peut donc affirmer que, moins est développée l'écorce cérébrale d'un mammifère, moins proportionnellement sont nombreuses les fibres médullaires.

Nous pouvons nous demander maintenant à quoi servent ces plexus de collatérales. En nous appuyant sur l'hypothèse de la transmission par contact, exposée plus haut, nous pouvons conjecturer qu'ils ont pour mission d'établir une communication soit entre les cellules d'une même couche, soit entre celles de couches différentes. La connexion entre les cellules d'une

même zone pourrait s'établir par le contact des parties des collatérales qui sont dépourvues de myéline. Mais la communication entre les éléments pyramidaux de zones différentes s'établit vraisemblablement par contact entre le corps et les grosses branches protoplasmiques d'une part, et les dernières ramilles des collatérales provenant d'éléments superposés, d'autre part (1).

Néanmoins, pour la communication à petites distances, l'intervention par contacts réciproques des branches protoplasmiques basilaires et latérales de la tige des pyramides nous semble également vraisemblable.

## Substance blanche

La région supérieure de l'écorce cérébrale des mammifères étudiés (région psycho-motrice) contient deux couches de substance blanche bien distinctes, surtout dans le voisinage de la scissure interhémisphérique: l'une superficielle, située en dessous de la substance grise, et constituée en grande partie par les *fibres propres ou d'association* de l'écorce; l'autre, plus profonde, qui n'est autre chose que le *corps calleux*.

### 9. FIBRES PROPRES DE L'ÉCORCE.

Nous les avons étudiées particulièrement dans la substance blanche placée au-dessus des ventricules latéraux.

Ce sont des tubes nerveux de différente grosseur qui, en grande partie, procèdent des grandes et moyennes pyramides et des cellules polymorphes.

De même que chez l'homme, ces *fibres propres* n'ont pas une même direction : aux environs de la scissure interhémisphérique correspondant à l'angle saillant supérieur des hémisphères, il existe un gros faisceau antéro-postérieur, à section sémilunaire et à concavité inférieure. Ce faisceau va s'amincissant en dedans jusqu'à ce qu'il arrive aux abords de la scissure, où il ne comprend plus que quelques fibres, FIG. 8, *C*, PL. II.

Par sa situation et sa direction, ce faisceau de fibres nerveuses correspond à celui qu'on appelle dans le cerveau humain le *fasciculus arcuatus* ; car, de même que dans celui-ci, les fibres qui le composent commencent dans le lobe frontal et paraissent se terminer dans le lobe occipital, en marchant suivant une direction antéro-postérieure.

(1) Les contacts pourraient avoir lieu, comme le pense His, par le moyen d'une matière conductrice. Celle-ci n'est peut être que la couche d'aspect granuleux et variqueux qui semble entourer, en leur donnant une épaisseur plus grande, les dernières ramilles nerveuses.

Les cylindre-axes des cellules de l'écorce se continuent avec les tubes de ce faisceau, par une simple inflexion à angle droit; mais il arrive quelquefois que le cylindre se divise en T ou en Y dans la substance blanche, et que les branches de bifurcation marchent en sens opposé.

Le faisceau arqué doit être considéré comme une réunion de fibres arciformes qui, après un certain trajet antéro-postérieur, remontent jusqu'à l'écorce, pour se terminer par une arborisation libre et étendue. La FIG. 8, *k*, montre une de ces fibres terminales, laquelle montait en se coudant à angle droit pour se rendre à la substance grise superposée, et s'arboriser dans le voisinage de la scissure interhémisphérique. Il est néanmoins possible qu'il y ait aussi dans le dit fascicule des fibres s'étendant dans toute la longueur de ce dernier. En aucun cas, nous n'avons observé les terminaisons en *pinceau*, que MONAKOW suppose exister.

Dans la partie externe des hémisphères, les fibres de la substance blanche changent de direction et se disposent pour la plupart en une bande transversale large et descendante, qui vient renfoncer par le haut le corps calleux, FIG. **15**, *A*. Cette bande, que nous désignerons sous le nom de *fascicule transversal*, représente probablement un système d'association entre la portion moyenne ou pariétale de l'écorce et le lobe sphéroïdal ou inférieur. Il peut comprendre aussi quelques fibres descendantes allant à la couronne rayonnante.

Les fibres qui constituent ce faisceau proviennent aussi des pyramides grandes et moyennes, ainsi que de quelques éléments polymorphes de l'écorce situés au-dessus. Nous ignorons si les petites pyramides n'interviennent pas dans leur formation.

On y constate aussi les dispositions mentionnées plus haut concernant le mode de continuation des tubes d'association avec les cylindre-axes descendants de l'écorce. On trouve de ces fibres qui se divisent en T, et d'autres qui se courbent simplement. Parmi ces dernières, on observe que la fibre descendante devenue horizontale marche tantôt en dedans, tantôt en dehors; ce qui donne lieu de penser que le faisceau transversal — et peut-être tous les faisceaux d'association — renferment des fibres marchant en sens opposés, et dont la terminaison peut s'effectuer dans des endroits très éloignés de l'écorce.

Lorsque les cylindre-axes descendant de l'écorce se divisent en Y ou en T dans le faisceau transversal, une des branches se dirige en dedans et vers le haut, se confondant avec les fibres du corps calleux. La FIG. **15** repré-

sente un morceau de la région latérale de l'écorce, où se voient mélangées les fibres calleuses et celles du faisceau transversal. Dans la FIG. 7 *E*, nous reproduisons les cylindre-axes qui vont former le faisceau transversal, comme on peut s'en assurer sur les coupes réussies.

*Collatérales de la substance blanche.*

Les fibres d'association fournissent des collatérales très fines, qui naissent à angle droit et montent dans l'écorce, où elles finissent en arborisations libres; elles se comportent donc en tout comme les collatérales de la substance blanche de la moelle.

Ces collatérales proviennent de toutes les régions de la substance blanche, mais il y a des parties où elles paraissent abonder davantage, ou du moins se colorer d'une manière plus constante. Telle est, par exemple, l'écorce limitant la scissure interhémisphérique, dans laquelle, du reste, par suite de la minceur des couches cellulaires, on arrive à suivre plus commodément le trajet complet de ces fibrilles, FIG. 8, *r*, *s*.

Elles naissent ici à angle droit des tubes du *fasciculus arcuatus*, se rendant d'abord soit obliquement, soit en direction radiale, vers la partie superficielle de l'écorce; puis elles se décomposent en diverses branches divergentes, variqueuses et notablement flexueuses, dont quelques-unes se ramifient et se terminent dans la zone moléculaire, tandis que d'autres restent dans les couches grises sous-jacentes. Il existe des collatérales qui, à peine arrivées à la substance grise, se divisent en deux ou en un plus grand nombre de branches divergentes, dont la zone de terminaison est très écartée, FIG. 8, *r*. Enfin, on voit des collatérales qui, au lieu de monter, se dirigent en dehors, croisant une partie de la substance blanche pour pénétrer et se disperser dans la substance grise, mais dans des régions de l'écorce plus éloignées.

Dans les autres régions cérébrales, nous n'avons pu suivre les collatérales jusqu'à la première zone, ni même jusqu'aux zones moyennes de l'écorce; ce qui peut résulter de l'énorme épaisseur de cette dernière et de l'extrême longueur du trajet à parcourir. Mais nous avons noté aussi le même cours ascendant ou oblique des collatérales, et leur tendance à se ramifier dans la substance grise superposée.

Parfois certaines collatérales très délicates paraissent se terminer, après un cours plus ou moins horizontal, dans la substance blanche elle-même, dans laquelle, comme nous l'avons dit plus haut, on trouve toujours quelques cellules nerveuses.

L'existence de collatérales sur les fibres de la substance blanche est un fait général de la structure du cerveau. Elles sont très abondantes dans la racine externe du *tractus olfactorius*, le long des fibres des pédoncules cérébraux, à leur passage au-dessous du *thalamus opticus*, ainsi que le long des fibres de projection qui croisent le corps strié, les branches de bifurcation des racines sensitives du trijumeau, du glossopharyngien et, peut-être, dans tous les nerfs mixtes cérébraux (1), enfin sur quelques fibres de la commissure antérieure et dans le corps calleux. Nous rèviendrons sur ce point dans un travail ultérieur.

Faisons remarquer, en passant, l'admirable analogie qui existe entre les fibres d'association du cerveau et celles de la substance blanche de la moelle. Celle-ci est aussi composée de fibres arciformes destinées à relier des compartiments éloignés de la substance grise, et à établir également, durant leur trajet, une communication au moyen des collatérales avec les cellules nerveuses voisines. En outre, les cordons de la moelle renferment, de même que la substance blanche du cerveau, des conducteurs longs qui servent à faire communiquer des centres nerveux très distants.

### 10. Corps calleux, fig. 8.

Les coupes transversales du cerveau de la souris, du rat, etc., montrent avec une grande évidence la marche des fibres calleuses, tant sur les préparations exécutées par la méthode de Golgi, que sur celles colorées par la méthode de Weigert.

Dans les coupes colorées par cette dernière méthode, on remarque que les fibres calleuses sont minces, médullées, variqueuses; elles courent horizontalement dans la région médiane, mais elles sont descendantes et curvilignes dans les parties latérales des hémisphères.

Chez les mammifères adultes, les fibres calleuses s'imprègnent rarement par le chromate d'argent : les bonnes imprégnations s'obtiennent seulement sur les souris et les rats de 8 à 10 jours, c'est-à-dire avant que n'apparaisse la gaîne de myéline. Ces fibres sont très fines, variqueuses, d'une teinte de couleur café clair. Quant à l'épaisseur, elles peuvent se comparer aux fibrilles collatérales des cylindre-axes des grandes pyramides. Néanmoins on remarque aussi parmi elles quelques fibres un peu plus grosses, comparables aux cylindre-axes directs.

(1) Voir notre travail : Sobre la existencia de bifurcaciones y colaterales en los nervios sensitivos craneales y substancia blanca del cerebro; *Gaz. san.*, 10 *Abril*, 1891.

En examinant le cours des fibres calleuses à leur passage au niveau de la fente interhémisphérique, on remarque que toutes conservent leur parallélisme sans fournir de ramifications, ni pénétrer dans la substance grise limitrophe de la dite fente. Mais quand les fibres calleuses arrivent au dessous du fascicule arqué de la substance blanche, FIG. 8, *g*, on peut reconnaître que quelques-unes d'entre elles se coudent pour devenir ascendantes et pénétrer dans la substance grise superposée. La plus grande partie de ces fibrilles se dégage au niveau de la partie la plus épaisse du dit faisceau.

Dans les régions les plus externes de l'écorce au-dessous de la bande transversale de la substance blanche, l'épaisseur du corps calleux diminue, se confondant avec les fibres de la dite bande, parce que celles-ci ont la même direction et la même situation que les fibrilles calleuses. Pendant tout ce trajet, les fibres calleuses continuent toujours à monter vers l'écorce, mais en moins grand nombre que dans la région du fascicule arqué. Il est très intéressant à noter que, là où l'écorce grise est plus épaisse, le corps calleux envoie un nombre plus considérable de fibrilles.

Un fait qui revêt une certaine importance, c'est que les fibres calleuses émettent des collatérales qui montent dans la substance grise et s'y terminent par des arborisations libres. Le point où ces collatérales s'observent avec une fréquence relative est la région calleuse placée sous le fascicule arqué, FIG. 8 *d*. Souvent la branche collatérale et la tige qui suit la direction transversale primitive, paraissent être, à cause de l'égalité de leur diamètre, le résultat d'une bifurcation, FIG. 8, *d'*. Dans l'hypothèse que la tige principale provient d'une cellule corticale située du côté opposé, il résulte qu'il y a des fibres calleuses qui peuvent entrer en rapport, non seulement avec un point homologue, mais encore avec diverses zones distantes de l'hémisphère cérébral du côté opposé.

Le nombre des collatérales est très limité; peut-être chaque fibrille calleuse n'en fournit-elle pas plus de deux; communément elle n'en fournit qu'une seule, qui a souvent la valeur d'une branche de bifurcation. De toutes façons, on ne peut établir de chiffre précis, à cause de l'impossibilité où l'on est, même à l'aide des meilleures préparations, de suivre le cours complet d'une fibre.

Comment ont lieu la naissance et la terminaison des fibres calleuses? Sont-elles des cylindre-axes directs ou des fibrilles collatérales?

Ces questions sont très difficiles à résoudre. Malgré tous nos efforts pour écarter les difficultés du problème, c'est-à-dire en travaillant de préfé-

rence sur des animaux très petits et très jeunes, nous n'avons pu combler notre *desideratum*, à savoir : constater à la fois dans une seule coupe épaisse et bien imprégnée l'origine et la terminaison d'une seule fibre calleuse. La plupart des préparations, surtout dans les régions les plus latérales du corps calleux, ne permettent de suivre une fibre que sur une partie très limitée de son trajet; en outre, on est bien des fois dans l'impossibilité d'affirmer si une fibre, marchant dans le sens et dans le plan du corps calleux, représente une fibrille commissurale proprement dite, ou un tube d'association ayant le même cours.

Toutefois, nous allons exposer quelques faits d'observation qui nous permettront de nous faire une opinion sur l'origine et la terminaison des fibres calleuses.

*Origine.*

Disons d'abord que cette origine paraît être double. Il existe des fibres calleuses qui sont la simple continuation des cylindre-axes (calleuses directes); il en est d'autres qui représentent soit des fibrilles collatérales de cylindre-axes de projection ou d'association, soit des branches de bifurcation de ces derniers.

a. *Calleuses directes.*

Quand on examine, au moyen de bonnes préparations faites dans l'écorce de la souris de peu de jours, la région du faisceau arciforme et les parties contigües, on peut voir un grand nombre de fibres calleuses qui se courbent à angle droit pour monter vers la substance grise suivant un trajet quasi rectiligne, et se terminer au niveau des moyennes ou petites pyramides. Cette terminaison n'est qu'apparente; elle est due au manque d'imprégnation, car le bout des fibres apparaît toujours comme rigoureusement coupé. Durant leur trajet ascendant et dans le haut de l'écorce, ces fibrilles fournissent quelques collatérales semblables à celles qu'émettent les cylindre-axes des pyramides, FIG. **8**, *g*.

L'absence d'arborisation finale et ce fait que l'imprégnation ne dépasse jamais le niveau susdit, nous portent à supposer que de telles fibres calleuses sont des cylindre-axes directs des petites pyramides et, peut-être, d'une partie des moyennes. Ajoutons que l'épaisseur de l'expansion nerveuse de ces dernières cellules coïncide exactement avec celle des fibres calleuses ascendantes.

Cependant, hâtons-nous de le déclarer, en dépit de tous nos essais nous n'avons pu constater une continuité réelle entre les dites cellules et les fibres calleuses; car, malheureusement, lorsque ces dernières se colorent bien, les petites et les moyennes pyramides ne s'imprègnent pas. C'est là un défaut de la méthode de Golgi, de colorer dans les couches superficielles des pièces, par suite d'un durcissement plus avancé, des fibres et des éléments différents de ceux qui sont imprégnés dans les zones profondes.

Dans les régions latérales de l'écorce on observe de même que quelques fibres calleuses se rendent jusque près des petites pyramides; mais on remarque aussi des cylindre-axes très minces de quelques éléments polymorphes (continuation à angle droit) passer entre les fibrilles calleuses sous-jacentes, en se portant dans le même sens que ces dernières, fig. **15**, *e*.

Outre ces origines directes, il y a lieu de supposer que quelques fibres calleuses peuvent contribuer aussi à la formation des faisceaux d'association, avant de finir en corpuscules nerveux. C'est au niveau du *fasciculus arcuatus* que nous avons noté ces dispositions, qui sont reproduites dans la fig. **8**, Pl. II. Ainsi, les fibres calleuses *b*,*b*, en montant, se continuent avec une fibre antéro-postérieure du dit fascicule. Les fibres désignées par *c*,*c*, outre qu'elles se continuent avec les grosses fibres antéro-postérieures d'association, émettent aussi une collatérale fine, se dirigeant en dehors et se réunissant aux fibres calleuses. Cette disposition nous montre qu'un cylindre-axe non seulement cherche par le moyen d'une fibre commissurale une communication avec les éléments de l'hémisphère opposé, mais établit encore une relation avec les corpuscules éloignés de son propre hémisphère.

b. *Fibres calleuses collatérales.*

Dans toutes les régions de la substance blanche supra-calleuse, mais spécialement vers la partie externe des hémisphères, on remarque que certains cylindre-axes provenant soit des moyennes et grosses pyramides, soit des corpuscules polymorphes de la quatrième couche, se divisent en deux fibres en arrivant au corps calleux : l'une interne fine, se dirigeant vers le dedans et se continuant avec une fibre du corps calleux, et l'autre externe, ordinairement plus grosse, se continuant tantôt avec une fibre d'association, tantôt avec une fibre de projection.

Les fibres de projection se trouvent représentées dans la fig. **14**. On y voit qu'au niveau où ces fibres traversent la partie antérieure et latérale du corps calleux, elles envoient à ce dernier une collatérale, qui ne se distingue ni par sa direction, ni par sa minceur des fibrilles calleuses véritables. Les

collatérales et les branches fines de bifurcation, provenant de cylindre-axes de cellules d'association, ont été représentées dans la FIG. **15**, *d*. Cette figure reproduit une coupe transversale très latérale de l'écorce d'une souris de quelques jours.

Nous ne pouvons garantir d'une manière absolue que toutes ces collatérales ou branches de bifurcation arrivent, une fois mélangées aux fibres calleuses, jusqu'à la région moyenne de la commissure. Car l'énorme étendue qui existe entre cette partie et le point d'origine des fibrilles est un obstacle insurmontable à leur poursuite. Mais le double fait que ces collatérales se dirigent vers l'intérieur entre les fibres calleuses, et qu'elles présentent le cours et l'aspect variqueux de ces dernières rend probable leur participation à la commissure.

Il est bien plus certain que nous pouvons regarder comme calleuses les collatérales partant de quelques cylindre-axes du fascicule arqué, FIG. **8**, *e*. Car là, heureusement, la proximité de la région moyenne permet de les suivre facilement depuis le lieu de leur naissance jusqu'au-delà de la scissure interhémisphérique. Ces collatérales procèdent des fibres antéro-postérieures, descendent bientôt jusqu'à la surface du corps calleux, et là, elles se recourbent pour se diriger en dedans avec les fibres de cet organe.

Quelquefois ces collatérales calleuses émettent au point de leur inflexion une ramille très fine qui se dirige en dehors, se confondant avec les fibres calleuses d'origine plus latérale. Un cas plus compliqué est représenté dans la FIG. **8**, *f*; un cylindre-axe de l'écorce (grande pyramide probablement) descend, se bifurque dans le *fascicule arqué*, et donne naissance à une fibre de celui-ci et à une autre descendante destinée au corps calleux; cette dernière, avant de devenir horizontale, fournit une fine collatérale dirigée en dehors, se perdant dans la portion périphérique des fibres calleuses.

*Terminaison des fibres calleuses.*

La terminaison de ces fibres est plus difficile à étudier que leur origine. Nous pensons néanmoins que l'on peut vraisemblablement considérer comme fibres terminales quelques fibrilles fines ascendantes, distribuées dans toute l'écorce cérébrale et s'arborisant librement dans leurs stratifications moyennes et inférieures.

La circonstance que les ramilles d'arborisation sont en grande partie ascendantes, et le fait que la tige qui les engendre diminue d'épaisseur de bas en haut, permettent de distinguer les fibres calleuses terminales des fibres calleuses d'origine.

Nous devons toutefois nous montrer un peu réservé quant à la terminaison des fibres calleuses, car nous en avons seulement trouvé un petit nombre qui fussent clairement arborisées dans l'écorce; de plus, en quelques cas, il est difficile de distinguer une fibre calleuse d'origine mal imprégnée de toute autre terminaison.

En résumé, la commissure calleuse semble contenir : 1° des cylindre-axes directs des cellules appartenant peut-être à toutes les couches de l'écorce, sauf les cellules géantes et celles de la couche superficielle; 2° des branches collatérales ou de bifurcation des cylindre-axes des cellules de projection ou d'association.

Nous pensons qu'une partie seulement des cellules de chaque couche cérébrale envoient des collatérales ou des cylindre-axes au corps calleux; ces cellules, qu'on pourrait appeler *calleuses*, sont mélangées partout avec celles qui, par la terminaison de leurs expansions nerveuses, peuvent être désignées sous le nom de *corpuscules d'association* ou *de projection*.

Si notre manière de voir se confirme par des recherches ultérieures, il existerait une analogie frappante entre le corps calleux et la commissure antérieure de la moelle : celle-ci renferme, comme le corps calleux, des cylindre-axes directs provenant des cellules siégeant dans toute la substance grise de la moelle, et des collatérales des fibres de la substance blanche, représentant dans la moelle les fibres d'association et de projection du cerveau.

Le corps calleux contient de plus certaines fibres fines, verticales, flexueuses qui paraissent se continuer avec quelques tubes antéro-postérieurs du trigone cérébral situé en dessous; après un cours variable dans l'épaisseur du corps calleux, ces fibres deviennent antéro-postérieures, se plaçant dans les couches supérieures des fibrilles commissurales et se soustrayant à toute observation, FIG. **8**, *n*.

*Cellules calleuses.*

La surface supérieure du corps calleux contient des éléments nerveux décrits par plusieurs auteurs, notamment par GOLGI (1), GIACOMINI (2) et BLUMENAU (3).

Nos observations sur ce point sont encore très incomplètes. Nous avons

(1) Loc. cit., p. 112.

(2) GIACOMINI : *Giornale della r. Accademia de medicina di Torino*, nov. et dec. 1883.

(3) BLUMENAU : Zur Entwicklungsgeschichte und feineren Anatomie des Hirnbalkens; *Arch. f. mikroskop. Anat.*, Bd. XXXVII, 1890.

réussi seulement à colorer quelques cellules et quelques fibres des stries longitudinales internes ou nerfs de Lancisi, les seules stries qui apparaissent bien développées chez les petits mammifères (souris, rat, lapin, etc.). Les stries latérales sont chez ces animaux excessivement rudimentaires; elles se confondent avec la substance grise des hémisphères, comme l'a déjà remarqué Blumenau.

Chez les souris, les rats, etc., les nerfs de Lancisi ont une section triangulaire, et la base de ce triangle couvre en entier la face supérieure du corps calleux, fig. **13**, Pl. III. Sur les coupes bien imprégnées au chromate d'argent, de même que sur celles colorées par la méthode de Weigert, les nerfs de Lancisi montrent trois couches : une *superficielle* ou moléculaire, *c*; une *moyenne* ou cellulaire, *j*; et une *profonde* ou de substance blanche, *b*,*e*.

Les cellules de la couche moyenne sont ovoïdes ou fusiformes, et dirigées vers le haut. De même que dans la deuxième et la troisième couche du cerveau, leur grosseur augmente à mesure qu'elles siégent plus profondément. De l'extrémité interne ou profonde du corps cellulaire part constamment l'expansion nerveuse, tandis que de l'extrémité superficielle procèdent quelques branches protoplasmiques qui se ramifient plusieurs fois, et remplissent de leurs ramilles variqueuses et flexueuses toute l'épaisseur de la zone moléculaire. Cette disposition les assimile, comme l'ont fait remarquer Giacomini et Blumenau, à celle des pyramides du cerveau. Le cylindre-axe marche en sens descendant; après un court trajet, il devient antéro-postérieur et se continue avec un tube médullaire de la couche profonde ou de la substance blanche. Il arrive quelquefois que ce cylindre-axe se divise en Y, donnant une fibre dirigée en arrière et une autre dirigée en avant, fig. **13**, *e*, et fig. **11**, *e*.

La couche profonde des fibres nerveuses est formée par la réunion de plusieurs cylindre-axes des cellules situées au-dessus. Les coupes antéro-postérieures d'objets bien imprégnés montrent que ces fibres donnent des fibrilles collatérales, qui montent vers la couche moléculaire où elles se terminent, ainsi que dans la couche moyenne, par des arborisations très riches et extrêmement variqueuses. Dans les zones profonde et moyenne des stries de Lancisi, outre les cylindre-axes antéro-postérieurs, on en trouve d'autres plus fortement variqueux et flexueux, fig. **12**, *c*, que le nombre excessif de ramilles collatérales ne tarde pas à épuiser. Nous croyons que ces fibres se terminent librement dans l'épaisseur des dits nerfs, à la manière des arborisations finales des cylindre-axes des cellules sensitives de Golgi. Quant à l'origine de ces fibres, nous ne pouvons en dire rien de positif.

La couche moléculaire est le point de concurrence de presque toutes les expansions protoplasmiques; elle contient, de même que la couche moléculaire de l'écorce, un grand nombre de fibrilles très délicates, flexueuses, ramifiées et de cours longitudinal ou antéro-postérieur. Les rares éléments nerveux siégeant dans cette couche, sont fusiformes et orientés en sens antéro-postérieur, FIG. **11**, *g*. Quant à l'origine et au cours des cylindre-axes de ces cellules, si semblables par leur morphologie à celles de la couche moléculaire de l'écorce, nos observations ne sont pas encore suffisantes pour que nous puissions émettre une opinion.

De ce que nous venons d'exposer il suit, comme l'a fait remarquer BLUMENAU, que les stries longitudinales ne sont autre chose qu'une prolongation de l'écorce, dont elles ont la même structure fondamentale, bien que les diverses couches se montrent notablement simplifiées et rapetissées.

11. FIBRES DE PROJECTION.

De toutes les régions du lobe frontal situées au-devant et sur les côtés du corps calleux, et même d'une partie de l'écorce recouvrant ce dernier, descendent des fibres nerveuses qui pénètrent dans le corps strié, et s'y réunissent en petits faisceaux, FIG. **14**, *i*.

L'origine de beaucoup de ces fibres est facilement déterminable dans les embryons de la souris ou dans la souris de peu de jours, comme on peut le voir dans la FIG. **14**. Ces fibres ne sont que les cylindre-axes directs des pyramides (petites, moyennes et grandes) et des éléments polymorphes. Nous n'avons pu vérifier si la ligne la plus haute des petites pyramides y intervient; quant aux pyramides moyennes et aux petites plus inférieures, nous en sommes certain, parce que nous avons réussi bien des fois à suivre leurs cylindre-axes jusqu'au corps strié lui-même.

Toutes les fibres de projection émettent pendant leur trajet dans l'écorce, un grand nombre de collatérales terminées par des bouts variqueux dans l'épaisseur de la substance grise. Lorsque les fibres arrivent au plan du corps calleux elles changent de cours, traçant une espèce d'échelon vers le dehors, FIG. **14**, *m*, pour descendre bientôt après au corps strié, avec d'autres venant de points parfois un peu lointains de l'écorce. Dans l'épaisseur du corps strié, on en voit quelques-unes émettre de fines collatérales, terminées par des arborisations variqueuses et très compliquées, placées entre les éléments propres de ce ganglion, FIG. **14**, *h*.

Au point de vue de l'épaisseur, les fibres de projection se divisent en grosses et minces, ces dernières viennent généralement des pyramides moyennes, *a*, et de quelques corpuscules polymorphes, tandis que les premières, *b*, procèdent des grosses pyramides. Nous avons maintes fois réussi à constater *de visu* cette double provenance; c'est pourquoi nous n'acceptons pas l'opinion de Monakow, qui affirme que c'est seulement des grandes pyramides que sortent les fibres de projection.

A la hauteur du corps calleux, un grand nombre de fibres de projection, mais non pas toutes, envoient à ce corps une mince collatérale, fig. **14**, *d*. Dans les cylindre-axes les plus fins cette ramille représente un bras de bifurcation, *e*.

*Commissure antérieure.*

Nous ne sommes pas arrivé à colorer cette commissure d'une manière complète. Cependant aux endroits imprégnés nous avons constaté qu'elle se compose de fibres fines, parallèles, variqueuses, de même aspect et de mêmes propriétés que les fibres calleuses. Entre les fibres minces, qui sont les plus nombreuses, se trouvent quelques cylindre-axes plus gros et pourvus, près de l'écorce grise du lobe sphénoïdal, de quelques collatérales.

### Accroissement des éléments de l'écorce.

Nous n'avons pas l'intention d'aborder ici l'étude des premières phases histogéniques du tissu nerveux; cette question a été l'objet de nombreux travaux parmi lesquels il faut citer ceux de Boll(1), Eichorst(2), Besser(3), Kölliker (4), Löwe (5), Vignal (6), ceux plus récents de His (7) et de

(1) Boll : Die Histologie und Histiogenese der nervösen Centralorgane; *Arch. f. Psychiatr.* (v. Westphal), Bd. IV, 1874.

(2) Eichorst : Ueber die Entwickelung des menschlichen Rückenmarkes und seiner Formelemente; *Virchow's Archiv*, 1875, Bd. LXIV.

(3) Besser : Zur Histogenese der nervösen Elementartheile in den Cerebralorganen des neugeborenen Menschen; *Virchow's Archiv*, 1866, Bd XXXVI.

(4) Kölliker : Embryologie, etc. Paris, 1882.

(5) Löwe : Beiträge zur Anatomie und zur Entwickelungsgeschichte des Nervensystems, etc. I. Band. Die Morphogenesis des centralen Nervensystems. Berlin, 1880.

(6) Vignal : Sur le développement des éléments de la moelle des mammifères; *Archives d. Physiol.*, n. 7, 1885, — et : Recherches sur le développement de la substance corticale du cerveau et du cervelet; *Archives d. Physiologie*, etc., 1888.

(7) His : Loc. cit. — Ainsi que : Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark; XV. Bd. *d. Abhandl. d. mathem. phys. Class. d. Konigl. Säch. Geselsch. d. Wissensch.* Leipzig, 1889.

Lenhossék (1). Nous-même (2) avons consacré quelques pages à l'étude de cette intéressante question. Ici, nous nous bornerons à quelques observations au sujet de la croissance et des transformations des éléments de l'écorce, après que s'est accomplie la différentiation en corpuscules nerveux et épithéliaux.

*Cellules épithéliales.*

Nos recherches confirment celles de Golgi, Magini et Falzacappa.

Les cellules épithéliales des mammifères nouveau-nés (souris, rat, lapin, etc.,) sont des éléments trés allongés, qui s'étendent depuis la cavité ventriculaire jusqu'à la superficie cérébrale. Elles commencent par un corps raccourci, raide, pourvu de quelques expansions granuleuses et d'un noyau ovoïde. Ensuite elles se prolongent en une fibre extrêmement variqueuse et quasi rectiligne, qui croise le corps calleux et les couches de l'écorce pour se terminer enfin au-dessous de la *pie-mère*. La terminaison forme un panache de filaments ascendants, qui finissent dans la superficie cérébrale par des épaississements coniques, fig. **19**, *d*.

Les varicosités du cours des fibres radiales ont attiré l'attention de Magini (3), qui les considère comme des noyaux superposés. Nous inclinons plutôt à les regarder comme des épaississements protoplasmiques, car si c'étaient des noyaux ils auraient plus de régularité dans leurs dimensions, et le chromate d'argent ne les teindrait pas plus qu'il ne teint les noyaux des cellules épithéliales embryonnaires.

De toute manière, la présence de ces varicosités, ainsi que l'absence de ramifications des fibres radiales sont des caractères précieux, qui permettent d'établir une distinction entre ces prolongations épithéliales et les cylindre-axes des cellules pyramidales.

Vers le huitième jour de la naissance, les fibres épithéliales s'amincissent notablement et les varicosités s'effacent en partie. Après le vingtième jour, il ne reste de la fibre radiale qu'un faible filament, presque dépourvu de granules. Cela nous fait supposer que l'expansion externe des cellules épithéliales disparaît par atrophie : il n'en reste plus, en effet, qu'un

(1) Lenhossék : Zur ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo; *Mittheilungen a. dem anat. Institut im Vesalianum in Basel*, 1890. — Et : Die Entwickelung der Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo; *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheilung*, 1891.

(2) Ramón y Cajal : A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moelle épinière du poulet? *Anat. Anzeiger*, 1890, n. 21 et 22.

(3) Loc. cit.

appendice court et ramifié, ne dépassant pas les couches inférieures du corps calleux. Nous avons observé un fait analogue d'atrophie dans les cellules épithéliales de la moelle épinière.

Le cours et la disposition des cellules épithéliales varient suivant les divers rayons du cerveau. Dans le corps calleux des animaux nouveau-nés, elles se réunissent en petits faisceaux flexueux, FIG. **19**, *b*,*c*, tendant à se séparer en arc, pour laisser des espaces cylindriques transversaux, dans lesquels se logent les gros faisceaux des fibres calleuses. La partie inférieure des fibres est hérissée d'épines irrégulières, variqueuses et extrêmement compliquées.

Les cellules épithéliales appartenant aux régions latérales des hémisphères marchent d'abord vers le dehors en traversant le corps calleux; puis elles prennent une direction rayonnante, et se terminent à la surface cérébrale, FIG. **15**,*i*. Ces changements de cours sont aussi très notables pour les cellules qui se rendent à la surface interne (scissure interhémisphérique) des hémisphères. D'abord elles se portent en dehors, traversent obliquement le corps calleux, pour se retourner ensuite vers le dedans et se terminer par des panaches sur la face libre de la scissure médiane.

Il n'est pas facile de déterminer le rôle que remplissent les cellules épithéliales embryonnaires. Nous ne pouvons nous ranger à l'opinion de MAGINI, qui les considère comme le point d'origine des cellules nerveuses. En effet, d'après les importants travaux de HIS sur l'histogénèse de la moelle épinière, il est très probable que toutes les cellules nerveuses procèdent des *névroblastes*; ce savant désigne ainsi les cellules en poire provenant de la division de certains corpuscules sphéroïdaux primitifs (1).

Nous estimons beaucoup plus vraisemblable l'hypothèse qui admet que les cellules radiales représentent un support ou échafaudage provisoire, destiné à maintenir la forme des centres durant l'évolution des cellules nerveuses.

Quant à supposer avec HIS que les cellules épithéliales servent à diriger et à orienter le développement des cylindre-axes, cela nous semble peu probable en ce qui concerne le cerveau. Car, dans cet organe, les fibres

(1) Après avoir observé dans la moelle embryonnaire du poulet quelques cellules nerveuses ayant la forme et la situation de cellules épithéliales, nous avions pensé que l'épithélium entourant le canal central pourrait, dans certains cas, donner naissance à de véritables éléments nerveux. Mais maintenant nous admettons qu'il s'agissait bien là de quelques névroblastes qui, étant restés sur place entre les cellules épithéliales, lors de leur transformation en corpuscules nerveux, avaient conservé une certaine orientation radiale et un corps allongé, limitant par son front le canal médullaire.

radiales sont plus fines que dans la moelle, et elles laissent entre elles de grands espaces, à travers lesquels peuvent courir sans obstacle et en toutes directions les fibres nerveuses embryonnaires. Du reste, la question de savoir pourquoi les cylindre-axes en voie d'accroissement se portent dans une direction plutôt que dans une autre, est une des plus ardues et des plus obscures que l'histogénie se soit posée.

*Névroglie.*

La plupart des auteurs qui ont étudié récemment l'origine de la névroglie, tels que Duval (1), Unger (2), Löwe (3), Ranvier (4), Kölliker (5), Gierke (6), Merk (7), Golgi (8), Rauber (9), Bourckhardt (10), Vignal (11), Lahousse (12), Magini (13), Falzacappa (14), Lachi (15) et Lenhossék (16), sont unanimes à regarder les éléments en araignée comme une dérivation ectodermique. Quelques-uns, comme Vignal, Cajal et Lachi, inclinent à penser que certains éléments névrogliques ne sont autre chose que les corpuscules épithéliaux de l'épendyme, ayant émigré vers la périphérie.

Cette migration peut s'observer dans ses diverses phases, en l'étudiant dans l'écorce du fœtus de souris ou de rat. Avant l'époque de la naissance, on reconnaît que toutes les cellules épithéliales atteignent en dedans la cavité

(1) Duval : Sur le sinus rhomboïdal des oiseaux; *Gaz. med. de Paris,* n° 34; — et aussi : Recherches sur le sinus rhomboïdal des oiseaux et sur la névroglie périépendymaire; *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1877.

(2) Unger : Untersuchungen üb. die Entwickelung des cerebralen Nervengewebe; *Sitzungsb. d. Kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien*, Bd. LXXX, 1879.

(3) Loc. cit.

(4) Ranvier : De la névroglie; *Arch. de Physiol. norm. et pathol.*, 1883. Sér. III, tom. I, n° 2.

(5) Kölliker : Loc. cit. — et aussi : Das Rückenmark; *Zeitschr. f. wissensch. Zool.*, LI, 1, 1890.

(6) Gierke : Die Stützsubstanz des Centralnervensystems; *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. XXV et XXVI, 1885.

(7) Merk : Die Mitosen im Centralnervensystem; *Denkschriften d. Wiener Akad.*, Bd. LIII, 1887.

(8) Op. cit.

(9) Rauber : Die Kerntheilungsfiguren im Medullarrohr der Wierbelthiere; *Arch. f. mik. Anat.*, Bd. XXVI, 1886.

(10) Bourckhardt : Histologische Untersuchungen am Rückenmark der Tritonen; *Arch. f. mik. Anat.*, Bd. XXXIV, H. 1, 1889.

(11) Op. cit.

(12) Lahousse : La cellule nerveuse et la névroglie; *Anat. Anzeiger*, n. 5, 1886.

(13) Op. cit.

(14) Op. cit.

(15) Lachi : Contributo alla Istogenesi della neuroglia nel midollo spinale del pollo; Pisa, 1890.

(16) Lenhossék : Zur Kenntniss der ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo; *Archiv f. Anat. und Physiologie, Anat. Abtheilung*, 1890.

ventriculaire; mais, quelques jours après la naissance on observe déjà que certaines d'entre elles s'éloignent de la rangée épithéliale, montrant leurs corps sur les divers plans de la commissure calleuse et même de l'épaisseur de l'écorce, FIG. **19**, *e*; on dirait que par leurs contractions amiboïdes elles fuient vers la périphérie. Nous croyons que les éléments déplacés se transforment, par un mécanisme identique à celui qui a lieu pour les éléments épithéliaux de la moelle embryonnaire, en corpuscule de DEITERS. En effet, leurs corps se raccourcit; de la périphérie de ce dernier, ainsi que des côtés des expansions radiales, surgissent des appendices variqueux, sortant à angle droit et se portant en tous sens. Peu à peu la tige radiale s'atrophie; elle se transforme en un filament délicat, mais plus robuste que les autres et conservant l'orientation initiale; parfois, on observe aussi un prolongement interne convergent, représentant l'ancien corps épithélial. Ces appendices convergents témoignent de la provenance, ainsi que de la direction primitive des éléments épithéliaux.

Quant aux cellules en araignée manquant d'orientation radiale qui, dans le cerveau adulte, se trouvent en rapport avec les vaisseaux, nous pensons qu'elles ne procèdent point de l'épithélium, mais plutôt des cellules endothéliales des vaisseaux, ou bien des corpuscules connectifs, aplatis qui ont pu pénétrer avec les capillaires, dans l'épaisseur de l'écorce cérébrale.

Dans la FIG. **15**, *j*, nous représentons la première phase des cellules en araignée; on y voit de simples mamelons périvasculaires noircis par le chromate d'argent et se continuant, du moins en apparence, avec les parois endothéliales. La phase suivante, *o*, consiste en ce que le renflement mentionné s'étire successivement, devient pyriforme et acquiert une certaine indépendance. Celle-ci, cependant, n'est jamais complète; car on voit toujours un pont plus ou moins mince et allongé, unissant le corpuscule en araignée à la paroi vasculaire. Les filaments névrogliques, d'abord épais et variqueux, s'amincissent et s'allongent de plus en plus, jusqu'à ce qu'ils parviennent à la forme adulte, bien connue par les descriptions de GOLGI et de PETRONE.

Il est impossible de saisir dans les premières phases du processus une limite tranchée entre l'endothélium vasculaire et les mamelons névrogliques. L'emploi d'autres méthodes de coloration ne nous a point fourni des résultats assez nets pour déterminer la nature des dits renflements, c'est pour cela que nous ne nous hasarderons pas à avancer une supposition à ce sujet.

Nous restons aussi dans le doute sur la question de savoir s'il existe,

outre les deux espèces de cellules névrogliques mentionnées, certains éléments en araignée procédant du tissu connectif de la *pie-mère*, lesquels se disséminaient, de préférence, à travers la substance blanche, ainsi que Lachi se montre disposé à l'admettre. Peut-être s'agit-il, comme l'indique Kölliker (1), de quelques cellules ectodermiques indifférentes qui commencent leur évolution après la différentiation des névroblastes et des éléments épithéliaux.

En résumé : dans l'épaisseur de la substance grise et blanche de l'écorce cérébrale il existe deux espèces de cellules névrogliques ou de soutien : les unes, d'origine épithéliale, se montrent plus ou moins rayonnantes et indépendantes des vaisseaux; les autres, d'origine incertaine, apparaissent autour des vaisseaux, auxquels elles s'insèrent souvent au moyen d'un filament épais, comme l'a déjà reconnu Golgi.

*Cellules nerveuses.*

La fig. **17** représente une coupe verticale et transversale de l'écorce d'un embryon de souris, 2 ou 3 jours avant la naissance. On peut voir que les corpuscules nerveux sont déjà complétement formés dans presque toutes les couches de l'écorce, et qu'ils présentent une orientation radiale très caractéristique.

Remarquons que, sur la plupart des cellules, les expansions protoplasmiques basales font défaut, ou bien sont représentées par des épines grossières; tandis que l'expansion radiale ou externe est déjà très robuste, flexueuse, portant des échancrures pour loger les éléments voisins, et se termine dans la couche moléculaire par un panache de branches épaisses, courtes et fortement variqueuses. Le corps cellulaire est ovoïde, semblable à celui des petites cellules de la corne d'Ammon, comme l'a déjà remarqué Magini. Dans quelques cellules, souvent les plus superficielles des pyramides, il apparaît fusiforme et muni de deux expansions protoplasmiques grossières, dont l'une, celle qui est descendante, sert de point de départ au cylindre-axe, fig. **17**, *c*.

Les expansions nerveuses sont relativement épaisses, quasi rectilignes, possédant certaines varicosités signalées par Magini. Celles des moyennes et grandes pyramides peuvent se suivre facilement jusqu'à la substance blanche. Mais ce qu'il y a de plus intéressant dans ces cylindre-axes, c'est

(1) Kölliker : Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Das Rückenmark; *Zeitschr. f. wissensch. Zool.* Bd. LI, H. I. 1890.

qu'ils manquent de collatérales, ou, s'ils en présentent, celles-ci se réduisent à de simples épines courtes, nées à angle droit et se terminant par une varicosité, FIG. **17**, *d*.

Les cellules pyramidales de la souris nouveau-née sont beaucoup plus grandes, FIG. **18**, et commencent à fournir des expansions basilaires, *a*, d'une certaine longueur, mais rarement ramifiées. Le cylindre-axe porte des collatérales un peu plus longues et terminées par un épaississement protoplasmique. Observons, FIG. **18**, *b*,*c*, que chaque collatérale naît aussi d'un renflement de l'expansion nerveuse.

Finalement, la souris de 8 à 10 jours montre déjà des collatérales assez developpées; elles sont alors très favorables pour étudier leur cours et la manière dont elles se terminent, FIG. **14** et **15**. A cette époque les arborisations protoplasmiques des pyramides sont déjà bien développées; seulement celles des petites pyramides plus élevées conservent un certain aspect fusiforme et, pour ainsi dire, embryonnaire; elles possèdent encore des branches ascendantes très variqueuses et grossièrement arborisées.

Nos expériences relativement aux corpuscules nerveux de la première couche sont encore très incomplètes. Nous pouvons seulement affirmer que ces éléments sont déjà en grande partie différenciés dans l'écorce des embryons de souris arrivés presque à terme, FIG. **17**, *f*; ils sont souvent fusiformes et orientés antéro-postérieurement.

Dans le cerveau du rat nouveau-né on trouve aussi dans la couche moléculaire certaines cellules fusiformes, dont un des prolongements horizontaux a l'apparence d'un cylindre-axe; mais l'aspect très embryonnaire de ces éléments ne permet pas d'établir sûrement leur identité avec ceux de l'écorce adulte ou presque adulte.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

1. L'écorce du cerveau des petits mammifères possède la même structure fondamentale que celle du cerveau humain.

2. La première couche cérébrale possède des éléments nerveux spéciaux, caractérisés principalement en ce qu'ils présentent plus d'un cylindre-axe.

3. Dans la première couche cérébrale viennent s'arboriser : 1° des cylindre-axes provenant de cellules spéciales siégeant dans son épaisseur; 2° des cylindre-axes des cellules profondes de l'écorce; 3° des fibrilles collatérales venant des tubes de la substance blanche.

4. Les cylindre-axes des pyramides et ceux des corpuscules sphéroïdaux de la quatrième couche constituent, dans certaines régions du cerveau, les fibres de projection (voies pyramidales et fibres de la couronne rayonnante); dans quelques autres régions, ils se continuent avec des fibres d'association.

5. Les fibres calleuses sont, soit des collatérales des fibres d'association et de projection, soit des cylindre-axes directs provenant des petites cellules de l'écorce. Ces cellules nous paraissent être disséminées sur divers points de la substance grise, se mélangeant sans ordre aux éléments commissuraux et de projection.

6. Il n'est pas possible de distinguer, ni par leur siège, ni par leurs caractères morphologiques spéciaux, les cellules dont le cylindre-axe constitue une fibre d'association, des éléments dont le prolongement fonctionnel devient soit fibre de projection, soit fibre commissurale. La direction et la terminaison distincte de chaque cylindre-axe paraissent dépendre surtout de la région de l'écorce où siège la cellule d'origine. Ainsi il y a des régions où la plupart des éléments semblent appartenir à la classe des éléments d'association et des éléments calleux; tandis que certaines autres régions renferment de préférence des cellules de projection.

7. Tous les cylindre-axes provenant d'éléments d'association et d'éléments calleux, ainsi que leurs collatérales, se terminent dans la substance grise, au moyen de ramilles ou d'arborisations libres et intercellulaires. Les collatérales du cylindre-axe des pyramides se terminent par des extrémités variqueuses, non ramifiées.

8. La substance blanche du cerveau (corps calleux, fibres d'association, etc.), possède, comme celle de la moelle épinière, des fibrilles collatérales qui montent dans l'écorce et s'y terminent librement par des arborisations variqueuses.

9. Il existe dans l'écorce des fibres nerveuses tantôt grosses, tantôt de moyenne épaisseur, venant de la substance blanche et s'arborisant librement dans la substance grise. Les fibres d'épaisseur moyenne semblent être les terminaisons des fibres d'association. Mais, quant aux plus épaisses, nous en ignorons l'origine; peut-être sont-elles des cylindre-axes venant du cervelet ou d'autres organes lointains du système nerveux.

10. Dans le cerveau, comme dans la moelle, on rencontre des cylindre-axes se divisant en Y ou en T à leur arrivée dans la substance blanche. On aperçoit, en outre, une disposition identique dans les fibres sensitives du trijumeau, du pneumogastrique, etc., dont les branches ascendante et descendante résultant de leur bifurcation émettent aussi de nombreuses collatérales.

11. Il résulte de nos recherches sur les connexions des éléments nerveux du cerveau, que jamais ni chez l'embryon, ni chez l'adulte il n'existe d'anastomoses entre les fibrilles nerveuses de la substance grise. Il est donc très vraisemblable que la transmission des mouvements nerveux entre les cellules des diverses couches de l'écorce a lieu par contacts, soit entre les expansions protoplasmiques seules, soit entre celles-ci et les arborisations finales ou collatérales des cylindre-axes.

12. L'écorce des animaux inférieurs paraît se distinguer spécialement de l'écorce cérébrale de l'homme : 1° en ce que ses cellules sont moins grandes, moins nombreuses et moins riches en expansions protoplasmiques primaires et secondaires; 2° en ce que les cylindre-axes offrent de plus rares collatérales; 3° en ce que celles-ci manquent en général de myéline, ont une longueur plus limitée et des ramifications moins abondantes.

13. Plus l'on remonte dans l'ontogénie du cerveau des mammifères, plus les expansions protoplasmiques et les collatérales des cylindre-axes de l'écorce deviennent rares et courtes.

Le même fait s'observe en descendant l'échelle animale. Pour s'en convaincre il n'y a qu'à comparer les éléments de Purkinje du cervelet chez l'homme, la souris, l'oiseau et le poisson. On verra diminuer successivement le nombre des branches secondaires des arborisations protoplasmiques et celui des ramifications collatérales des cylindre-axes. On peut en dire autant, avec quelques différences, de tous les autres organes nerveux : écorce cérébrale, lobe optique, rétine, etc.

Comme synthèse finale, on peut affirmer que le cerveau humain doit en grande partie la supériorité de son activité, non seulement au nombre considérable de ses éléments, mais surtout à la richesse extraordinaire de ses moyens d'association, c'est-à-dire des collatérales des cylindre-axes, des ramifications protoplasmiques, etc.

# EXPLICATION DES PLANCHES

*La plupart de nos figures ont été dessinées à la chambre claire de Zeiss, avec l'objectif C de ce fabricant, en employant tantôt l'oculaire* 4, *tantôt l'oculaire* 2. *Les fig.* 4 *et* 5 *ont été dessinées avec des objectifs plus forts : E et* 1.30 *apochr. Zeiss.*

## PLANCHE I.

FIG. **1**. Coupe longitudinale de la couche moléculaire de l'écorce cérébrale du lapin âgé de 8 jours. Imprégnation par la méthode rapide de Golgi. On a dessiné 3 cellules fusiformes, pluripolaires, antéro-postérieures; *a*, cylindre-axes polaires ou principaux, se portant en direction opposée; *b*, cylindre-axes surnuméraires partant de diverses branches protoplasmiques; *c*, ramifications des cylindre-axes.

FIG. **2**. Même coupe et même méthode que pour la figure précédente; *A* et *B*, cellules pluripolaires triangulaires de la couche moléculaire du lapin jeune (8 jours); *a*, cylindre-axes principaux, dont la direction est antéro-postérieure; *b*, cylindre-axes surnuméraires; *C* et *D*, cellules pluripolaires plus petites et de forme presque arrondie; *a*, cylindre-axes; *b*, leurs collatérales.

FIG. **3**. Partie d'une coupe antéro-postérieure de l'écorce cérébrale du lapin de 8 jours. Cellules polygonales de la couche moléculaire : *a*, cylindre-axes; *b*, collatérales; *c*, branches protoplasmiques.

FIG. **4**. Fragment d'une coupe antéro-postérieure de l'écorce du lapin adulte. — Méthode de Weigert-Pal et carmin de Orth. — *a*, fibres à myéline très fines et flexueuses, placées dans la portion externe de la couche moléculaire; *b*, fibres plus grosses et antéro-postérieures, siégeant dans la partie profonde de la même couche; *c*, cellule fusiforme; *d*, cellule polygonale; *e*, cellule triangulaire; *f*, fibres ascendantes venant des couches profondes de l'écorce.

FIG. **5**. Portion de l'arborisation terminale de la tige radiale d'une cellule pyramidale de la souris adulte. — Objectif 1.30 apochr. Zeiss; *a*, tige et branches protoplasmiques; *b*, épines collatérales.

FIG. **6**. Coupe transversale de l'écorce de la souris de 20 jours. On y a dessiné les cellules qui, dans quelques coupes de la même région, envoyaient leurs cylindre-axes vers la périphérie. — Objectif C, oc. 2, Zeiss. — *a*, cylindre-axes provenant d'une grosse cellule de la quatrième couche; *b*, cylindre-axes partant de cellules moins profondes; *c*, cylindre-axes ascendants qui se terminaient en avant de la couche moléculaire par des arborisations étendues; *A*, zone moléculaire; *d*, ramilles variqueuses terminales des fibrilles de cette couche.

## PLANCHE II.

FIG. **7**. Coupe transversale de l'écorce de la souris de 1 mois (région supra-ventriculaire) — Objectif C, oc. 3. — *A*, couche moléculaire; *B*, couche des petites pyramides; *C*, couche des grandes pyramides; *D*, couche des corpuscules polymorphes; *E*, substance blanche; *a*, panaches épineux des pyramides; *b*, petites pyramides plus supérieures; *c*, cylindre-axe d'une petite pyramide; *d*, grande pyramide; *e*, son cylindre-axe; *f*, cellule à cylindre-axe ascendant; *g*, cellules semblables mais plus petites; *h*, cellules siégeant dans la substance blanche; *i*, cellule arrondie, dont le cylindre-axe se dirige vers la substance blanche; *j*, cellule sensitive de Golgi.

FIG. **8**. Coupe transversale de l'écorce et du corps calleux d'une souris de 8 jours. On a dessiné les dispositions les plus fréquentes des fibres calleuses, le faisceau arqué et ses collatérales se rendant à la substance grise. — Objectif C, oc. 2, Zeiss. — Les fibres indiquées par *a* avaient une direction antéro-postérieure; *A*, région moyenne du corps calleux; *B*, scissure interhémisphérique; *C*, faisceau arqué coupé en travers; *D*, couche moléculaire de la face interne des hémisphères; *E*, partie supérieure de ces derniers; *b*, fibres calleuses se continuant avec une fibre du faisceau arqué; *c*, fibres calleuses identiques mais donnant une collatérale se rendant en dehors; *d*, fibrilles collatérales ascendantes des fibres calleuses; *e*, fibre calleuse représentant une collatérale d'une fibre du faisceau arqué; *f*, fibre calleuse provenant de la bifurcation d'une fibre d'association, et émettant en dehors une collatérale; *g*, fibres calleuses montant jusqu'aux couches moyennes de l'écorce; *h*, cylindre-axes formant des fibres du faisceau arqué; *i*, cylindre-axes descendants et très fins des pyramides petites et moyennes; *j*, cylindre-axes marchant en dehors avec les fibres calleuses; *k*, arborisation terminale d'une fibre d'association; *r*, fibrilles collatérales du faisceau arqué; *s*, arborisations variqueuses de quelques collatérales dans la couche moléculaire de la surface interne des hémisphères; *m*, arborisations des cylindre-axes ascendants; *n*, fibrilles verticales qui traversent le corps calleux se convertissant en fibrilles antéro-postérieures.

FIG. **9**. Cellule sensitive de Golgi de la 4e couche de l'écorce du lapin nouveau-né; *a*, cylindre-axe ascendant; *b*, ramilles droites et verticales; *c*, ramuscules variqueux terminaux.

FIG. **10**. Cellule sensitive de Golgi, prise dans la région moyenne de l'écorce du lapin âgé de 2 mois; *a*, cylindre-axe; *b*, ramilles radiales; *c*, branche horizontale très longue; *d*, bout libre d'aspect variqueux.

## PLANCHE III.

FIG. **11**. Coupe transversale de la substance grise supra-calleuse du cerveau du lapin nouveau-né. Les stries longitudinales internes apparaissent soudées en une masse grise; *a*, fibres du corps calleux; *b*, grosses fibres antéro-postérieures des nerfs de Lancisi; *c*, grosses cellules de la région profonde; *d*, couche moléculaire ou

superficielle; *f*, cylindre-axe d'une cellule supérieure; *e*, celui d'une cellule inférieure; *g*, corpuscule fusiforme antéro-postérieur; *h*, fond de la scissure interhémisphérique.

FIG. **12**. Coupe longitudinale d'un nerf de Lancisi d'un rat de 15 jours; cellules grandes et profondes continuées en *b* avec des fibres antéro-postérieures; *c*, fibre antéro-postérieure notablement variqueuse et très riche en collatérales ascendantes; *d*, fibrilles fines antéro-postérieures de la couche moléculaire.

FIG. **13**. Coupe transversale des nerfs de Lancisi du cerveau de la souris de 15 jours; *a*, fibres calleuses; *b*, couche des fibres profondes antéro-postérieures; *c*, couche moléculaire; *d*, cellule profonde allongée; *e*, cylindre-axe descendant, se terminant en T dans la substance blanche; *f*, collatérales des fibres de la couche inférieure.

FIG. **14**. Coupe frontale de l'écorce de la souris de 8 jours. Fibres de projection allant, après avoir traversé le corps calleux, au corps strié. Les collatérales des cylindre-axes des pyramides se voient dans toute leur étendue; *a*, fibres de projection fines, venant des pyramides moyennes; *b*, autres fibres plus épaisses partant des pyramides géantes; *c*, fibres de projection courtes, venant des éléments polymorphes de la 4e couche; *d*, collatérale calleuse partant des fibres de projections épaisses; *e*, branche de bifurcation pour le corps calleux, produite par une fibre de projection mince; *g*, *f*, collatérales des fibres de projection et des fibres calleuses; *i*, faisceaux traversant le corps strié; *h*, collatérales pour le corps strié sortant des fibres fines de projection; *s*, petites pyramides plus élevées.

FIG. **15**. Coupe frontale de la région supra-ventriculaire de l'écorce de la souris âgée de 15 jours. La couche de substance blanche montre l'ensemble des fibres calleuses et des fibres d'association (faisceau transversal). La flèche indique la direction du corps calleux ou ligne moyenne; *a*, cylindre-axe d'une petite pyramide; *b*, un autre se continuant avec une fibre d'association; *c*, expansion nerveuse d'une pyramide géante, se dirigeant en dehors pour constituer problablement une fibre d'association; *d*, cellules globuleuses de la 4e couche se terminant en T dans la substance blanche; la branche plus fine se dirige en dedans, comme les fibrilles du corps calleux; *e*, fibre d'association ou calleuse (?) se portant en dedans; *f*, une autre se dirigeant en dehors; *g*, collatérales de la substance blanche; *h*, cellules épithéliales; *i*, panache externe de ces éléments; *j*, cellules de névroglie périvasculaires; *k*, cellule épithéliale déplacée; *n*, cellules névrogliques de la couche moléculaire.

FIG. **16**. Coupe transversale de la région supra-ventriculaire du cerveau de la souris âgée de 15 jours. On y a représenté les fibres grosses venant de la substance blanche et s'arborisant dans la substance grise; *a*, fibres ascendantes bifurquées en *b*; *c*, arborisations variqueuses finales; *d*, collatérales très longues des dites fibres; *e*, grosses pyramides; *f*, éléments globuleux; *A*, substance blanche; *B*, couche moléculaire.

FIG. **17**. Coupe frontale de l'écorce d'un embryon de souris presque à terme; *A*, substance blanche; *B*, couche moléculaire; *a*, pyramides géantes; *b*, pyramides moyennes; *c*, pyramides petites; *d*, collatérales rudimentaires; *e*, cylindre-axe sans collatérales; *f*, cellule fusiforme de la couche moléculaire.

FIG. **18**. Une pyramide de l'écorce de la souris nouveau-née ; *a*, branches protoplasmiques basilaires en voie de croissance ; *b*, collatérales embryonnaires du cylindre-axe ; *c*, nodosité terminale des collatérales.

FIG. **19**. Coupe antéro-postérieure de l'écorce d'un lapin âgé de 8 jours. On y trouve les cellules épithéliales et quelques cellules névrogliques embryonnaires ; *a*, corps des cellules épithéliales ; *b*, faisceaux de fibres calleuses coupés en travers ; *c*, fibres radiales variqueuses ; *d*, cônes de l'arborisation terminale à la surface libre ; *e*, cellules épithéliales déplacées ; *f*, cellules de névroglie embryonnaires, munies de filaments très variqueux.

Planche I

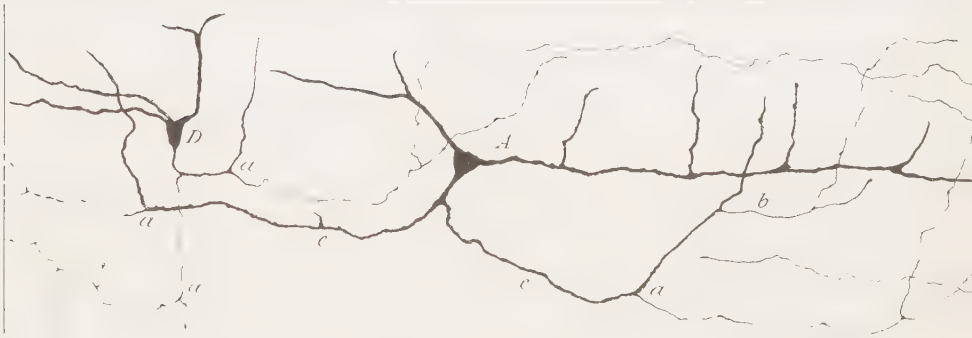



Fig. 3.

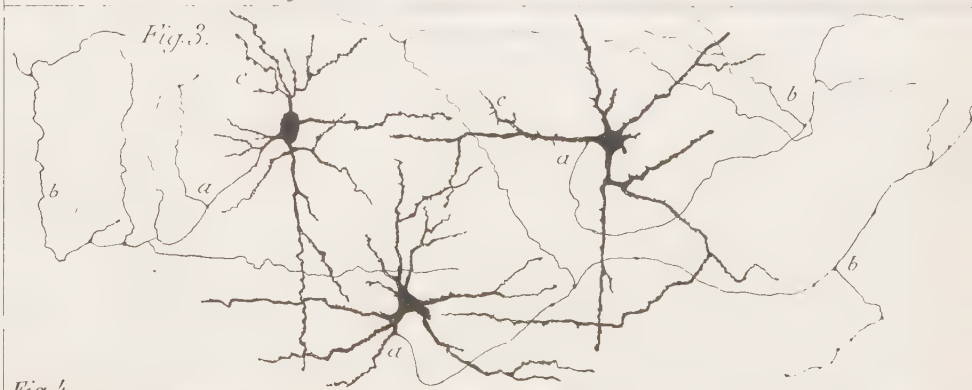
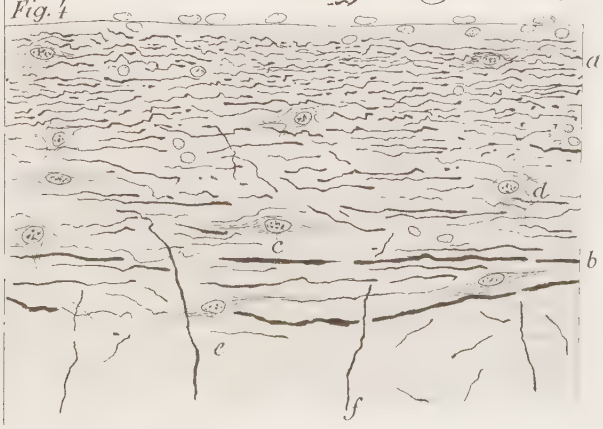



Fig. 4



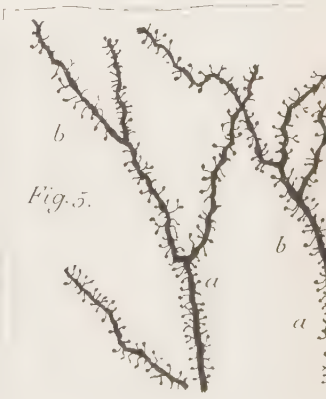




Fig. 5.

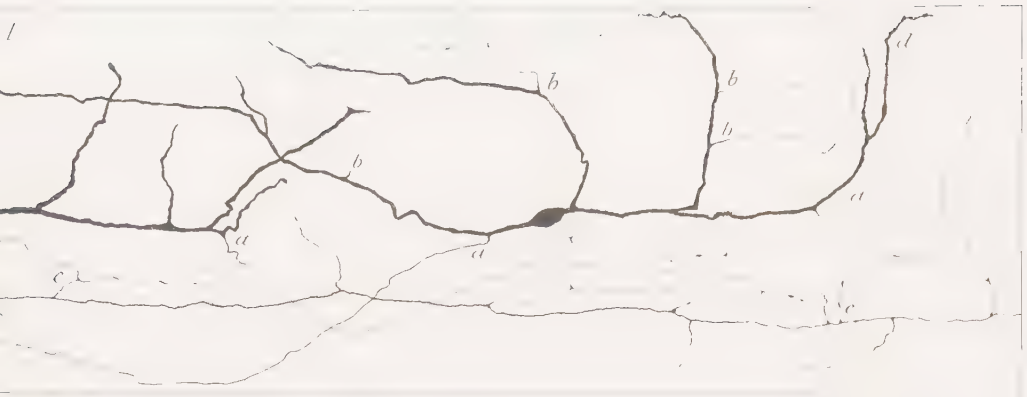



Fig. 2

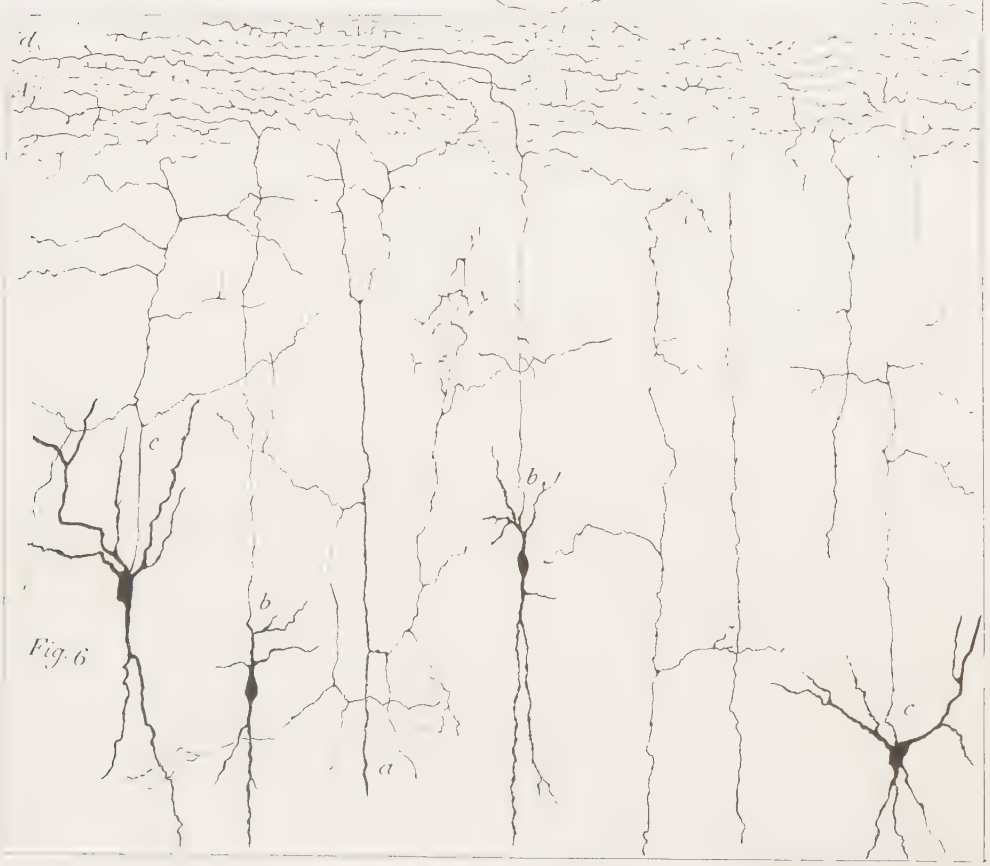



Fig. 6

Planche II.

Fig. 7.

Fig. 8

S. Ramon y Cajal ad nat. del.

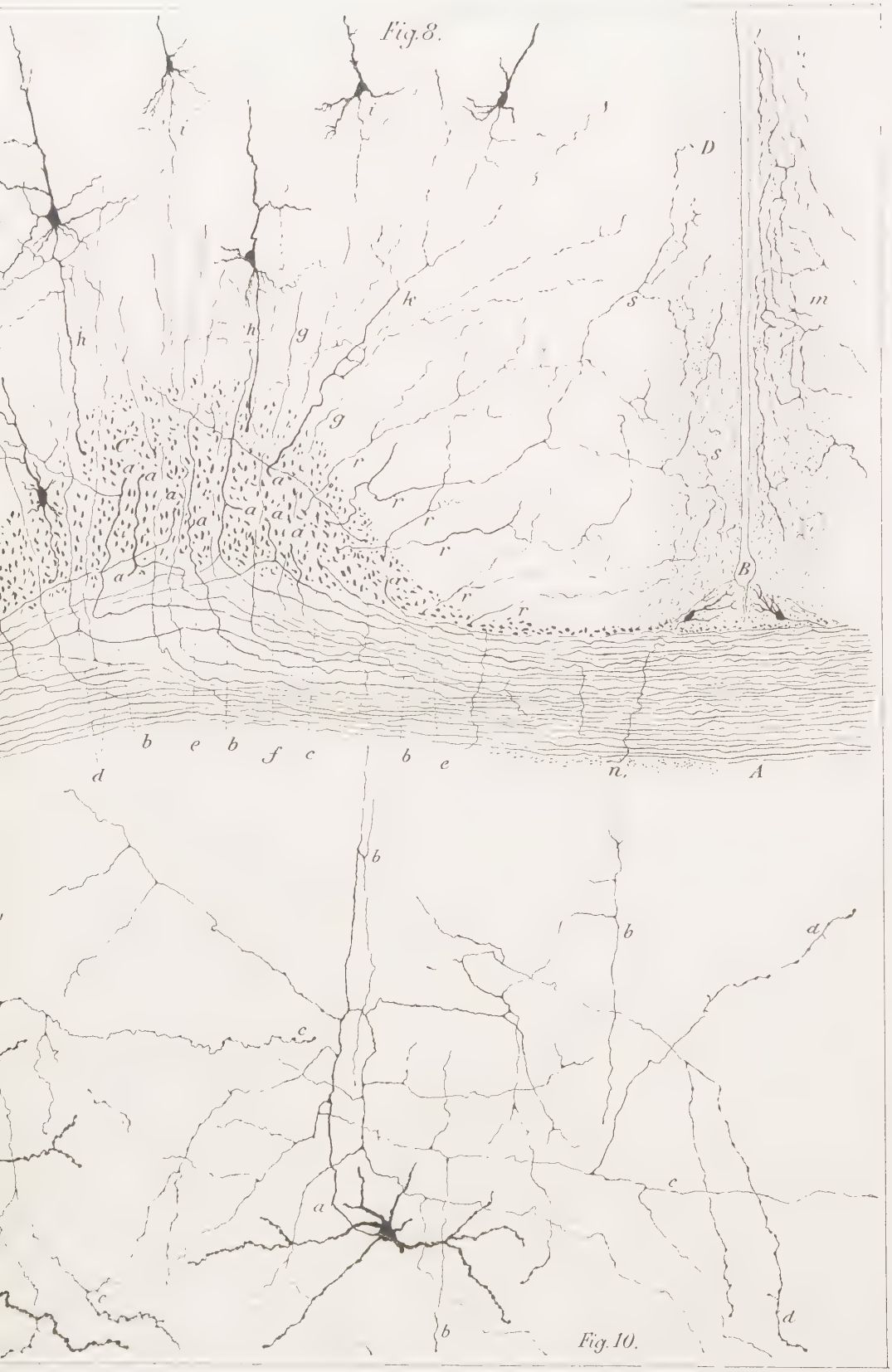






Fig. 10.

Lith: Dumont, Louvain.

Planche III

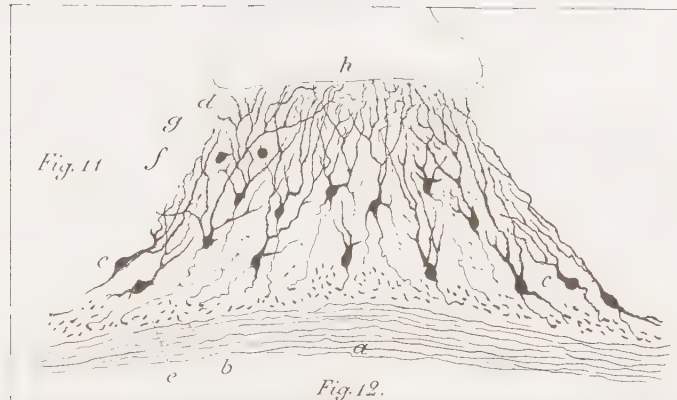



Fig. 11

Fig. 12.

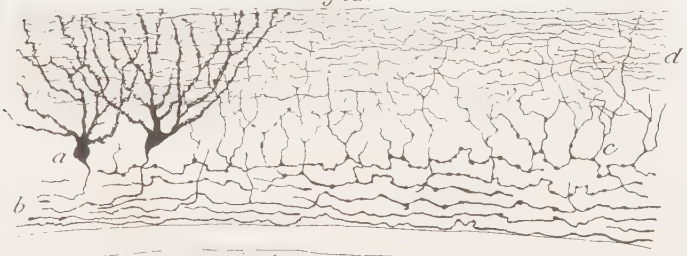


Fig. 14

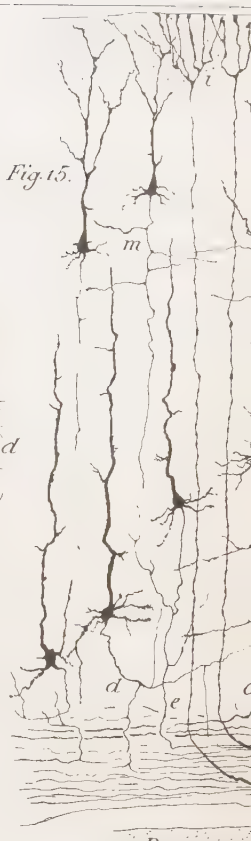



Fig. 15.

Fig. 16.

S. Ramon y Cajal ad nat. del.

n
J
o
a
b
k
d
f
g
g
A
h
B
f
c
c
c
b
e
Fig. 17
c
d
a
a
d
A
Fig. 18
d
a
b f
c
Fig. 13
c
f
b
e
a
c
c
c
c
c
e
b
e
b
d
a
a
f
a
A
f
c
e
f
e
Fig. 19
b
e
a

# CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE LA

# FERMENTATION DU BACILLE COMMUN DE L'INTESTIN

PAR

V. SCRUEL

DOCTEUR EN MÉDECINE

Travail du laboratoire d'anatomie pathologique et de pathologie expérimentale de Louvain

# CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE LA

## fermentation du Bacille commun de l'intestin.

On a déjà publié de nombreux travaux sur l'assimilation et la désassimilation des microbes; cependant nos connaissances à ce sujet sont encore bien imparfaites, on a à peine soulevé quelques coins du voile qui couvre la vie de ces êtres infimes. Entre autres questions, la fermentation du glucose par certains bacilles est loin d'avoir été étudiée, même dans ses lignes principales; on connaît seulement quelques produits de cette fermentation.

Le présent travail, entrepris sur la proposition de M. le professeur Denys, a pour but de fournir quelques contributions à l'étude de la fermentation des microbes.

Nous avons pris comme objet d'étude le *Bacillus coli communis* (Escherich)(1), et nous avons été guidé dans ce choix par les considérations suivantes.

1° Le *Bacillus coli communis* fait fermenter énergiquement les milieux sucrés.

2° Les produits de cette fermentation sont nombreux : ce sont l'hydrogène, l'acide carbonique, l'acide formique, l'acide acétique et l'acide lactique (Escherich, Baginsky) (2), en somme quatre acides dont le second et le troisième constituent les premiers échelons de la série des acides gras.

(1) Escherich : Die Darmbakterien des Säuglings; Stuttgart, 1886.

(2) A. Baginsky : Zur Biologie der normalen Milchkothbacterien, II. Mittheilung; Zeitschr. f. phys. Chemie, B. XIII, 1889.

3° L'étude de la physiologie intime du *Bacillus coli communis* n'est pas seulement intéressante parce qu'elle a pour objet l'hôte le plus constant et le plus important du tube intestinal, mais aussi parce que cet organisme se comporte dans certaines conditions comme agent pathogène. Ce fait fut démontré pour la première fois par Laruelle (1), qui fit connaître en lui la cause de la péritonite par perforation.

## MÉTHODE SUIVIE.

1° Sauf indications spéciales, nous nous sommes servi d'un milieu composé comme il suit :

| | | |
|---|---|---|
| Eau . . | 100 | gr. |
| Peptone . . | 2 | gr. |
| Glucose . . | 2 ou 3 | gr. |
| Extrait de viande | 0,50 | gr. |

La solution était neutralisée exactement, divisée en deux ou plusieurs portions égales, suivant les cas, et additionnée de carbonate de calcium dans les expériences où il s'agissait de neutraliser les acides organiques au fur et à mesure de leur formation. Les cultures étaient ensuite placées dans le même thermostat.

2° Afin d'aérer suffisamment les cultures qui devaient subir le contact de l'oxygène, nous les avons mises, au moyen d'un tube de verre plongeant jusqu'au fond du ballon, en communication avec un gazomètre à air, réglé de telle façon que les bulles traversant le liquide de bas en haut se succédaient d'une façon ininterrompue. La quantité d'air passant ainsi à travers la solution était d'environ dix litres par heure. Des tampons d'ouate garantissaient les solutions contre toute infection.

3° Pour obtenir des milieux libres de tout oxygène et les soustraire à l'action de ce gaz pendant toute la durée de la fermentation, nous avons choisi des ballons à long col, que nous remplissions à moitié de bouillon nutritif et que nous faisions bouillir. Pendant l'ébullition même, nous ajoutions de l'huile d'olive bouillie, de façon à remplir le col jusqu'à mi-hauteur. De cette façon, le bouillon était isolé de l'atmosphère par une couche d'huile d'une dizaine de centimètres d'épaisseur au moins, et cette dernière elle-même ne subissait le contact de l'air que sur une petite surface.

(1) Laruelle : *Étude bactériologique sur les péritonites par perforation*; La Cellule, t. V, fasc. 1, 1889.

Nous avons pu nous assurer par ce procédé que l'on parvient à empêcher complétement la rentrée de l'air, et cela pour toute la durée de l'expérience. On le démontre facilement en mettant à profit l'avidité des sels ferreux pour l'oxygène et le changement de coloration qu'ils subissent en se transformant en composé ferrique.

Si, à une eau aérée ordinaire, on ajoute quelques gouttes d'une solution saturée de carbonate sodique et un cristal de sulfate ferreux pur, il se produit au bout de quelques instants un précipité de carbonate ferreux, caractérisé par une coloration vert pur. Vient-on à chauffer la solution, on voit déjà vers 40° une partie du précipité virer au jaune-brun; à mesure que la température s'élève, la transformation continue et, lorsque la quantité de carbonate sodique ajoutée n'a pas été trop considérable, tous les flocons prennent la couleur de la rouille.

Cette oxydation du carbonate ferreux est produite par l'oxygène dissous dans l'eau. Si, au contraire, on opère avec la même eau, mais fraîchement bouillie, le précipité reste vert, et il conserve ce caractère pendant des heures, pendant des jours même, suivant la rapidité avec laquelle l'oxygène se redissout dans l'eau.

Non seulement le sulfate ferreux permet de constater si une eau est aérée ou non, mais il est apte à faire reconnaître des traces d'oxygène.

Nous avons fait l'expérience suivante. Ayant laissé tomber un cristal de sulfate ferreux dans 300 cc. d'eau légèrement carbonatée, préalablement bouillie et protégée par une couche d'huile contre la rentrée de l'air, nous avons obtenu une solution d'un vert pur très pâle et un précipité également vert de carbonate ferreux, sans mélange de flocons jaunes. Après quelque temps, la coloration ne se modifiant pas, nous avons ajouté 20 cc. de la même eau, mais non bouillie. Presque immédiatement la coloration verte de la solution perdit sa pureté, en prenant une teinte d'un vert jaunâtre, peu accentuée à la vérité, mais manifeste. Le coefficient de solubilité de l'oxygène dans l'eau étant de 0,03 à 15°, nos 20 cc. renfermaient 0,0008622 gr. d'oxygène, qui, répartis dans les 300 cc. primitifs, y ont subi une dilution au quinzième. Malgré cela, l'oxydation du composé ferreux a été assez intense pour se déclarer nettement par une modification de la nuance.

En introduisant dans le même ballon en une fois 60 cc. d'eau aérée, une partie notable du précipité vira rapidement au jaune-brun. Cette transformation est d'autant plus aisée à constater que le précipité de carbonate ferreux et celui de carbonate ferrique n'ont pas la même densité; le

premier gagne plus rapidement le fond que le second, de sorte qu'il se forme deux couches : une couche inférieure, verte, et une supérieure, jaune. Cette particularité augmente considérablement la sensibilité du procédé, car elle empêche les flocons verts de masquer par leur prédominance les flocons couleur de rouille.

Appliquons le même procédé à l'eau bouillie et conservée pendant plusieurs jours sous une couche d'huile; nous constaterons qu'elle ne renferme pas plus d'oxygène qu'immédiatement après l'ébullition.

En voici un exemple. Deux ballons d'une capacité de 400 cc., contenant chacun 300 cc. d'eau bouillie et légèrement carbonatée, sont remplis jusqu'à mi-hauteur du col d'huile d'olive également bouillie, et portés à la couveuse. Or, en opérant comme plus haut sur le premier ballon, après un jour, et sur le second après trois jours, on ne parvient pas à obtenir le moindre signe d'oxydation. Tous les flocons sont verts et restent verts.

Nous avons ainsi prouvé que la fermeture à l'huile, telle qu'elle a été exposée plus haut, empêche d'une façon absolue la rentrée de l'air, au moins dans les délais de nos expériences. Les cultures, faites dans ces conditions, sont donc bien des cultures anaérobies dans toute la rigueur du terme. Ce point était important à fixer.

4° Pour doser la quantité de sucre qui avait échappé à la fermentation, nous avons employé la solution de Fehling, et comme indicateur le ferrocyanure de potassium dissous dans de l'eau acidifiée par l'acide acétique.

5° Dans les expériences où des numérations de microbes étaient nécessaires, nous avons procédé par dilution. Une quantité déterminée, 1 cc. par exemple, était introduite dans un litre d'eau stérilisée, et sur le mélange nous prélevions de nouveau une quantité fixe pour la confection des plaques de gélatine.

6° A la fin de chaque expérience, nous avons vérifié la pureté de nos cultures :

*a*) par leur aspect; elles doivent présenter un trouble uniforme, sans membranes;

*b*) par leur odeur;

*c*) par leurs caractères microscopiques : bâtonnets courts, animés souvent de mouvements, absence de spores;

*d*) par les caractères de leur culture sur gélatine (voir Escherich et Laruelle).

D'autres indications d'une portée moins générale trouveront mieux leur place ailleurs.

## CHAPITRE I.

### CULTURES A L'AIR ET A L'ABRI DE L'AIR DANS DES BOUILLONS PRIVÉS DE CARBONATE DE CALCIUM.

Nos deux premières expériences eurent pour but de rechercher la quantité de sucre décomposé, suivant que les microbes ont de l'oxygène à leur disposition ou qu'ils en sont privés. Dans la seconde expérience nous procédâmes en outre à une numération.

*Expérience I.* — Deux bouillons de 300 grammes chacun et renfermant 3 gr. o/o de sucre, donc en tout 9 gr., sont ensemencés avec le bacille commun et placés dans le thermostat à la température de 37°. L'un, le ballon A, est traversé par un courant d'air; l'autre B est complétement soustrait à l'action de l'oxygène par une couche d'huile, comme il a été indiqué plus haut. Dans le ballon A, on n'observe pas de dégagement gazeux, ce qui tient à ce que les gaz sont entraînés au fur et à mesure de leur formation. Dans le ballon B, on voit, 15 heures après l'inoculation, la fermentation se manifester par un dégagement incessant de petites bulles de gaz qui viennent crever à la surface. Après 24 heures, les deux ballons sont fortement troublés, et dans le ballon B le développement gazeux paraît avoir atteint son maximum. Après deux jours et demi, on n'observe plus que le dégagement de quelques bulles. Enfin, après 3 jours, la fermentation est terminée.

Les ballons sont alors retirés de la couveuse. Tous deux présentent le même degré d'opacité, ils possèdent aussi l'odeur caractéristique du bacille commun. Au papier de tournesol ils donnent une réaction franchement acide. L'examen microscopique de même que les cultures sur gélatine montrent que le bacille est à l'état de pureté.

Le dosage du sucre restant indique :

Pour le ballon A, une consommation de 1 gr. 800
Pour le ballon B, » 1 gr. 200
} sur 9 gr.

Quant à l'acidité, elle est :

Pour le ballon A, de 5,2.

Pour le ballon B, de 5.

*Expérience II.* — Elle fut conduite exactement de la même façon, avec cette différence qu'elle fut interrompue après deux jours.

Le dosage du sucre restant indique :

Pour le ballon aéré, une consommation de 2,1 gr.
» non aéré, » 1,8 gr.
} sur 9 gr.

En outre, on procéda à la numération des microbes. Pour cela, on prépara une dilution au 2/1000 des bacilles dans de l'eau stérilisée, et l'on fit un certain nombre de plaques de gélatine. Les colonies étaient excessivement serrées, il fallut les compter au microscope. On obtint comme chiffre moyen, par champ microscopique (D/4) :

Pour le tube aéré, 36 colonies.
» non aéré, 35 »

En comparant, au point de vue de la quantité de sucre disparu, les ballons aérés à ceux qui renferment de l'huile, on trouve une consommation plus forte pour les premiers; dans la première expérience, les quantités détruites sont comme 3 est à 2, dans la seconde comme 7 est à 6. Le passage de l'air a donc favorisé dans une certaine mesure la destruction du glucose. Quant au nombre de microbes, il est sensiblement le même.

Dans ces expériences, la quantité de sucre détruit n'est pas considérable; ce fait tient aux acides auxquels il donne naissance et qui enrayent la décomposition ultérieure. Dans le but d'éliminer ce facteur gênant, nous avons fait des cultures en présence de la craie.

### CULTURES A L'AIR ET A L'ABRI DE L'AIR DANS DES BOUILLONS ADDITIONNÉS DE CARBONATE CALCIQUE.

*Expérience III.* — Deux bouillons de 250 gr., renfermant seulement 2 o/o de glucose et additionnés de craie pulvérisée, sont placés dans des conditions analogues à celles des expériences précédentes, c'est-à-dire que l'un est traversé incessamment par des bulles d'air, tandis que l'autre est protégé contre toute pénétration d'air par une couche d'huile. La fermentation dans le tube aéré parut plus active et de plus longue durée que dans les deux expériences précédentes. Après trois jours, les ballons furent retirés et analysés.

Le dosage du sucre donna :

Pour le ballon aéré, une consommation de 4,375 gr.
» non aéré, » 4,125 gr. } sur 5 gr.

Plus des 4/5 de glucose avaient par conséquent disparu.

Quant au nombre de bacilles, nous trouvons, dans le ballon aéré, 11 colonies en moyenne par champ microscopique, et dans le ballon non aéré, 8,1.

*Expérience IV.* — Une seconde expérience, faite dans des conditions identiques à la précédente, fournit les résultats suivants :

Consommation de sucre dans le ballon aéré 4,795 gr.
» » non aéré 4,630 gr. } sur 5 gr.

Nombre de microbes : ballon aéré, 45 colonies par champ microscopique; ballon non aéré, 26.

Si l'on compare les résultats fournis par ces deux dernières expériences faites avec addition de craie, à ceux obtenus avec les bouillons sans craie, on constate que la consommation de glucose y est bien plus complète. Ce fait ressort surtout de la dernière expérience, où des 5 grammes primitifs il ne reste plus que 0,205 et 0,370 grammes. En comparant les ballons aérés aux ballons contenant de l'huile, on trouve de nouveau un avantage en faveur des premiers. Le passage de l'air a donc favorisé la destruction du sucre, de même qu'il a donné lieu à une pullulation plus abondante, comme le démontre le nombre des colonies développées sur les plaques.

Nous pouvons donc formuler la conclusion suivante : *La destruction du glucose par le bacille commun de l'intestin, qu'il y ait ou non de la craie en présence, est, après quelques jours de fermentation, sensiblement plus forte dans les bouillons aérés que dans ceux qui ne le sont pas; le nombre de bâtonnets l'emporte également.*

Les expériences précédentes ne nous renseignent que sur l'état de la fermentation au moment où elle a été interrompue, c'est-à-dire après 2 ou 3 jours, suivant les cas; mais elles ne nous apprennent rien sur la marche même du phénomène. Le seul signe qui eût pu nous renseigner à ce sujet est l'intensité et la durée du dégagement gazeux, mais celui-ci s'opère d'une façon invisible dans les bouillons soumis par le passage de l'air à une agitation continuelle. Ce point de repère fait donc défaut et, pour suivre pas à pas les progrès du développement microbien et de la décomposition du sucre, nous n'avons qu'une voie à prendre : substituer à l'analyse finale unique des analyses journalières. C'est ce que nous avons fait dans les expériences suivantes.

Au lieu de prélever tous les jours une certaine quantité de liquide, nous avons préféré, pour éviter la pénétration d'organismes étrangers, répartir le milieu de culture renfermant 2 ou 3 o/o de glucose entre huit larges tubes. Chacun renfermait 50 cc. de la solution. Quatre étaient reliés entre eux par des tubes en verre, de façon à ce qu'ils fussent traversés par le même courant d'air. Les fermetures au moyen de bouchons en caoutchouc étant hermétiques, chaque bulle d'air apparaissant dans la solution du premier tube déterminait l'apparition de bulles semblables dans les trois tubes suivants. L'aération était donc la même dans les diverses portions. Les quatre tubes

restants avaient été portés à l'ébullition et, pendant cette opération, additionnés d'huile bouillante formant une couche d'une dizaine de centimètres d'épaisseur. Tous les jours on retirait, pour les besoins de l'analyse, un tube de chaque sorte. Notons, en outre, qu'il n'y a pas eu d'addition de craie : la quantité de sucre décomposé est donc relativement faible.

Les résultats des quatre expériences instituées de cette façon sont consignés dans le tableau suivant.

TABLEAU I.

| EN PRÉSENCE DE L'AIR | | | | | A L'ABRI DE L'AIR | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| NOMBRE DE JOURS | SUCRE TOTAL | SUCRE DÉTRUIT | ACIDITÉ | COLON. PAR PLAQUE | NOMBRE DE JOURS | SUCRE TOTAL | SUCRE DÉTRUIT | ACIDITÉ | COLON. PAR PLAQUE |
| *Expérience V.* | | | | | | | | | |
| Après 1 jour | 3 o/o | 0,92 o/o | 7,5 | (1) 60 D/4 | Après 1 jour | 3 o/o | 0,83 o/o | 7 | 58 D/4 |
| 2 » | | 1,22 » | 8,5 | 419 | 2 » | | 1 » | 7,5 | 396 |
| 3 » | | 1,25 » | 8 | 393 | 3 » | | 1,08 » | 8 | 270 |
| 4 » | | 1,28 » | 8 | 304 | 4 » | | 1,08 » | | 215 |
| *Expérience VI.* | | | | | | | | | |
| 1 jour | 2 o/o | 0,50 o/o | | 45 D/4 | 1 jour | 2 o/o | 0,45 o/o | | 42 D/4 |
| 2 » | | 0,78 » | | 386 | 2 » | | 0,75 » | | 338 |
| 3 » | | 0,81 » | | 252 | 3 » | | 0,77 » | | 134 |
| 4 » | | 0,88 » | | 169 | 4 » | | 0,77 » | | 119 |
| *Expérience VII.* | | | | | | | | | |
| 1 jour | 2 o/o | (?) | 7,8 | 27 A/2 | 1 jour | 2 o/o | 0,45 o/o | 7,6 | 23 A/2 |
| 2 » | | 0,68 o/o | 8,2 | 49 A/2 | 2 » | | 0,66 » | 8 | 31 A/2 |
| 3 » | | 0,70 » | 8 | 43 A/2 | 3 » | | 0,70 » | 7,9 | 27 A/2 |
| 4 » | | 0,75 » | 7,8 | 23 A/2 | 4 » | | 0,72 » | 7,9 | 19 A/2 |
| 5 » | | 0,78 » | 7,8 | 239 | 5 » | | 0,75 » | 8 | 153 |
| *Expérience VIII.* | | | | | | | | | |
| 1 jour | 2 o/o | 0,45 o/o | 5,5 | | 1 jour | 2 o/o | 0,34 o/o | 5,4 | |
| 2 » | | 0,65 » | 6,5 | | 2 » | | 0,45 » | 7 | |
| 3 » | | 0,85 » | 6 | | 3 » | | 0,69 » | 7,7 | |
| 4 » | | 0,93 » | 6,5 | | 4 » | | 0,83 » | (?) | |

(1) Les signes D/4 et A/2 indiquent le nombre de microbes par champ microscopique, compté avec les oculaires D et A et les objectifs 4 ou 2 de Zeiss. Quand il n'y a pas d'indication de cette nature, le chiffre indique le nombre total de microbes pour toute la plaque.

Ce tableau mérite notre attention à plusieurs points de vue :

1° Il confirme les expériences précédentes sur la proportion de sucre détruit dans les milieux aérés et dans les milieux non aérés. Dans ces derniers, elle est constamment plus faible, quoique l'écart soit souvent très peu marqué (Exp. VI et VII). En outre, on constate que le chiffre des microbes y est également moins élevé;

2° Ce tableau nous montre que la plus grande décomposition du sucre s'opère le premier jour, et qu'elle ne fait plus que de faibles progrès les jours suivants. La cause en réside dans l'accumulation des acides.

Dans le but de renforcer le pouvoir fermentatif de nos cultures, nous avons refait ces expériences avec addition de craie.

Le tableau suivant en montre les résultats.

## TABLEAU II.

| A L'AIR | | | | | A L'ABRI DE L'AIR | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| JOURS | SUCRE | | ACIDITÉ | COLON. PAR PLAQUE | JOURS | ÉTAT DE LA FERM. | SUCRE | | ACIDITÉ | COLON. PAR PLAQUE |
| | TOTAL | DÉTRUIT | | | | | TOTAL | DÉTRUIT | | |
| *Expérience IX.* | | | | | | | | | | |
| Après 1 jour | 3 o/o | 2,67 o/o | 3 | | Après 1 jour | très act. | 3 o/o | 2,45 o/o | 1,4 | |
| 2 » | | 2,89 » | 4 | | 2 » | diminut. | | 2,75 » | 3,5 | |
| 3 » | | 2,90 » | 4,2 | | 3 » | faible | | 2,87 » | 3,7 | |
| 4 » | | 2,91 » | 4,2 | | 4 » | nulle | | 2,87 » | 3,7 | |
| *Expérience X.* | | | | | | | | | | |
| 1 jour | 2 o/o | 1,57 o/o | 5 | 8 A/2 | 1 jour | active | 2 o/o | 1,50 o/o | 5 | 6 A/2 |
| 2 » | | 1,87 » | 6,5 | 10 | 2 » | faible | | 1,83 » | 6,2 | 6,6 |
| 3 » | | 1,99 » | 7,2 | 20 | 3 » | nulle | | 1,87 » | 7 | 15 |
| 4 » | | 1,99 » | 7,4 | 25 | 4 » | | | 1,88 » | 7 | 39 |
| *Expérience XI.* | | | | | | | | | | |
| 1 jour | 2 o/o | 1,72 o/o | | 73,2 D/4 | 1 jour | active | 2 o/o | 1,60 o/o | | 32 D/4 |
| 2 » | | 1,70 » | | 45 D/4 | 2 » | faible | | 1,69 » | | 26 D/4 |
| 3 » | | 1,97 » | | 35 D/4 | 3 » | nulle | | 1,90 » | | 22 D/4 |
| *Expérience XII.* | | | | | | | | | | |
| 1 jour | 3 o/o | 2,87 o/o | 3,5 | 4 par C/2 | 1 jour | active | 3 o/o | 2,85 o/o | 3,5 | 35 p. C/2 |
| 2 » | | 2,90 » | 4 | 5,5 | 2 » | moindre | | 2,90 » | 3 5 | 8 (?) |
| 3 » | | 2,93 » | 4,5 | 7,2 | 3 » | nulle | | 2,92 » | 3 | 6,5 |

Dans toutes ces expériences, la quantité de sucre décomposé est très considérable; c'est à peine s'il en reste quelques centigrammes dans la plupart des tubes. Dans l'expérience X, du côté des tubes aérés, nous n'en trouvons plus qu'un seul centigramme. Si nous comparons à présent les chiffres de la colonne de gauche avec ceux de la colonne de droite, nous voyons de nouveau que la consommation l'emporte dans les tubes aérés, mais la différence est bien petite; une fois même (exp. XII, 2e jour), elle est nulle, car on trouve des deux côtés le chiffre 2,90.

On peut résumer toutes nos expériences dans les propositions suivantes :

1° *Dans les tubes traversés par un courant d'air, la quantité de sucre décomposé est un peu plus forte que dans les tubes où tout oxygène fait défaut, et ce rapport se maintient pendant toute la durée de l'expérience.*

Pour la facilité du lecteur, nous avons réuni dans le tableau suivant, les quantités de sucre détruit dans chacune de nos expériences.

TABLEAU III.

| | | QUANTITÉ INITIALE DE GLUCOSE | QUANTITÉ DÉTRUITE DANS LES CULTURES AÉRÉES | QUANTITÉ DÉTRUITE DANS LES CULTURES NON AÉRÉES |
|---|---|---|---|---|
| Sans addition de craie. | Exp. I. | 9 gr | 1,80 gr. | 1,20 gr. |
| | » II. | 9 » | 2,10 » | 1,80 » |
| | » V. | 3 gr. o/o | 1,28 gr. o/o | 1,08 gr. o/o |
| | » VI. | 2 » | 0,88 » | 0,77 » |
| | » VII. | 2 » | 0,78 » | 0,75 » |
| | » VIII. | 2 » | 0,93 » | 0,83 » |
| Avec addition de craie. | Exp. III. | 5 gr. | 4,37 gr. | 4,12 gr. |
| | » IV. | 5 » | 4 79 » | 4,63 » |
| | » IX. | 3 gr o/o | 2,91 gr. o/o | 2,87 gr. o/o |
| | » X | 2 » | 1,99 » | 1,88 » |
| | » XI. | 2 » | 1,97 » | 1 90 » |
| | » XII. | 3 » | 2,93 » | 2,92 » |

2° *Il y a une multiplication plus abondante dans les tubes aérés que dans les tubes non aérés*, comme le montre également le tableau général suivant.

## TABLEAU IV.

| | EN PRÉSENCE DE L'AIR | A L'ABRI DE L'AIR |
|---|---|---|
| Exp. II. | 36 colonies D/4 | 35 colonies D/4 |
| » III. | 11 » D/4 | 8 » D/4 |
| » IV. | 45 » D/4 | 26 » D/4 |
| » V. | 304 » | 215 » |
| » VI. | 169 » | 119 » |
| » VII. | 239 » | 153 » |
| » X. | 25 » A/2 | 39 » A/2 |
| » XI. | 35 » D/4 | 22 » D/4 |
| » XII. | 7,2 » par C/2 | 6,5 » par C/2 |

3° *Si nous tenons compte du nombre d'organismes vivants contenus à un moment donné dans nos cultures, et si nous le comparons à la quantité de sucre détruit, nous trouvons que la consommation par individu est souvent plus forte dans les tubes non aérés.*

Dans toutes les expériences précédentes, les cultures à l'abri de l'oxygène ont été sensiblement inférieures, au point de vue du nombre des organismes formés et à celui du sucre détruit, aux cultures aérées. Cette infériorité est-elle due à la privation d'oxygène, ou bien résulte-t-elle de l'accumulation de l'acide carbonique?

Nous croyons que la dernière interprétation est la meilleure.

On sait par les travaux de Liborius (1) que l'anhydride carbonique est nuisible au développement de la plupart des microbes; un certain nombre d'entre eux s'y développe plus lentement que dans l'air, d'autres n'y poussent pas du tout. Liborius n'a pas expérimenté avec le bacille de l'intestin; pour résoudre la question, il fallait reprendre les expériences avec ce dernier.

Nous avons pris trois tubes de gélatine que nous avons bouchés hermétiquement à l'aide de bouchons en caoutchouc. Ceux-ci étaient percés de deux trous livrant passage à deux tubes de verre, l'un destiné à l'entrée, l'autre à la sortie de l'air. Après les avoir inoculés en stries avec le bacille commun, nous avons fait passer dans le 1er tube, que nous désignerons par A, un fort courant d'hydrogène, pendant vingt minutes environ; le second, B, nous l'avons fait traverser par un courant d'anhydride carbonique pen-

(1) P. Liborius : *Beiträge zur Kenntniss des Sauerstoffbedürfnisses der Bacterien*; mitgetheilt von C. Flügge; Zeitsch. f. Hygiene, B. I, 1886.

dant le même laps de temps; les deux tubes ont été fermés à la lampe pendant le passage des gaz. De cette façon nous avons chassé complétement l'air qu'ils contenaient, et nous l'avons remplacé dans le tube A par une atmosphère d'hydrogène et dans le tube B par une atmosphère d'anhydride carbonique. Quant au troisième tube, C, nous l'avons laissé en communication avec l'air.

Les résultats auxquels nous sommes arrivé dans cette première expérience, ainsi que dans une seconde faite dans des conditions identiques, sont consignés dans le tableau suivant :

TABLEAU V.

| JOURS | HYDROGÈNE A | ANHYDRIDE CARBONIQUE B | AIR C |
|---|---|---|---|
| | *Expérience XIII.* | | |
| 1 jour | strie linéaire | rien | strie linéaire |
| 2 » | strie opaque de 3 mm. | » | strie opaque de 3 mm. |
| 3 » | » 1 cent. | strie linéaire | » 1 cent. |
| 4 » | » 1 » | strie opaque, 2 mm. | » 1 » |
| | *Expérience XIV.* | | |
| 1 jour | strie linéaire | rien | strie linéaire |
| 2 » | strie opaque de 4 mm. | » | strie opaque de 4 mm. |
| 3 » | » 1 cent. | strie linéaire | » 1 cent. |
| 4 » | » 1 » | strie légère opaque de 2 mm. | » 1 » |

Conclusion : l'acide carbonique retarde considérablement le développement du bacille commun, et c'est à lui qu'on doit attribuer le retard que présentent les cultures à l'abri de l'air sur celles qui sont traversées par un courant d'air.

La présence d'un peu d'air ne parvient pas à corriger l'inhibition causée par l'acide carbonique.

Pour le démontrer, nous avons pris quatre tubes de gélatine inclinée, dont nous nous sommes servi de la manière suivante : l'un fut laissé en communication avec l'air, le deuxième fut rempli d'hydrogène, le troisième et le quatrième d'acide carbonique, mais dans le quatrième nous introduisimes 5 centimètres cubes d'air.

Les résultats de l'expérience sont consignés dans le tableau suivant :

## TABLEAU VI.

| JOURS | AIR | HYDROGÈNE | AIR + $CO_2$ | ANHYD. CARBONIQUE |
|---|---|---|---|---|
| 1 jour | strie linéaire | strie linéaire | rien | rien |
| 2 » | strie légèrement opaque de 1 mm. | strie légèrement opaque de 1 mm. | strie linéaire de 2 mm. | » |
| 3 » | strie opaque de 3 mm. | strie opaque de 3 mm. | strie opaque de 4 mm. | strie linéaire de 1 mm. |
| 4 » | strie opaque de 7 mm. | strie opaque de 7 mm. | strie opaque | strie opaque de 3 mm. |

Dans ces diverses expériences les tubes étaient maintenus à la température de la chambre, tandis que nos bouillons séjournaient à la couveuse à une température de 37°. Pour uniformiser les conditions, nous avons fait une série d'expériences avec de l'agar-peptone inclinée, que nous avons placée dans le thermostat. Or, dans ce cas encore, nous avons obtenu les mêmes résultats, comme on peut en juger par le tableau qui suit :

## TABLEAU VII.

| JOURS | AIR | AIR + ANHYD. CARBONIQUE | ANHYDRIDE CARBONIQUE |
|---|---|---|---|
| 1 jour | couche opaque de 1 mm. d'épaisseur | couche translucide | mince membrane |
| 2 » | couche opaque de plusieurs mm. d'épaisseur | couche opaque de plusieurs mm. d'épaisseur | couche opaque de 1 mm. d'épaisseur |

Résumons les résultats de nos expériences sous la forme de conclusions.

1° Le bacille commun de l'intestin, ensemencé dans un bouillon renfermant du glucose, végète avec vigueur, aussi bien s'il a de l'oxygène à sa disposition que s'il en est privé. Le trouble des cultures, la quantité de sucre décomposé et le nombre de colonies qui se développent sur les plaques le prouvent surabondamment. Il peut donc se passer d'oxygène.

2° Si nous comparons les cultures aérées aux cultures non aérées, nous constatons que cette vigueur n'est pas la même dans les deux cas. Dans les bouillons traversés par un courant d'air, la décomposition du sucre est en général plus forte, quoique la différence soit souvent très faible, et le nombre d'organismes formés est plus considérable.

3° Nous sommes autorisé, par les cultures dans l'acide carbonique et dans l'hydrogène, à attribuer ce retard dans la végétation non pas à l'absence de l'oxygène, mais à l'accumulation de l'acide carbonique.

## CHAPITRE II.

Dans la fermentation du glucose par le bacille commun, il se produit des corps de nature diverse : de l'hydrogène, du méthane, des acides, et une ou plusieurs substances qui donnent avec l'iode et la soude caustique un précipite d'iodoforme. Quelles sont les relations qui existent entre ces différents composés? Telle est la question que nous allons essayer de résoudre, du moins pour ce qui concerne les acides.

### I. Acides formés.

Escherich qui, le premier, décrivit le bacille commun de l'intestin, reconnut dans les produits gazeux de la fermentation de ce microbe de l'hydrogène, de l'anhydride carbonique et un peu de méthane. En outre, il admit la présence dans le liquide fermenté de l'acide lactique, mais il ne semble pas avoir fait de recherches spéciales pour établir la nature de cet acide, et son avis se base plutôt sur une présomption.

Baginsky (1), le premier, soumit à une étude complète les composés dérivés du sucre dans la fermentation de ce microbe. Il trouva parmi les produits de cette décomposition :

1° des gaz : H, $CO_2$ et $CH_4$.

2° des acides gras, dont deux volatils : les acides acétique et formique, et un fixe : l'acide lactique.

Parmi les acides volatils, l'acide acétique est le plus abondant; l'acide formique ne s'y trouve que sous forme de traces.

Quels sont les rapports de tous ces corps entre eux?

Dérivent-ils les uns des autres, ou bien le sucre donne-t-il directement naissance à tous ou à plusieurs de ces acides ?

D'après Baginsky, ils proviendraient les uns des autres; ainsi l'acide lactique donnerait naissance à l'acide acétique, celui-ci se transformerait en acide formique, et ce dernier à son tour serait décomposé en H et $CO_2$. Cette filiation n'a pas été prouvée par Baginsky dans son travail; elle y est admise

(1) Baginsky : Zur Biologie der normalen Milchkothbacterien, II Mittheilung; Zeitschr. f. phys. Chemie, B. XIII, 1889

comme une espèce de dogme ; l'auteur se conforme du reste dans l'expression de cette opinion aux idées courantes.

Nous nous sommes proposé de résoudre ce problème, et nous pouvons dire, dès à présent, que nous sommes arrivé à des conclusions tout à fait différentes.

La méthode que nous avons suivie est celle qui a été adoptée par Baginsky.

Nous nous sommes toujours servi de la même solution que précédemment, c'est-à-dire ayant la composition suivante :

| | |
|---|---|
| Eau . . . | 100 grammes. |
| Peptone . . . | 3 grammes. |
| Extrait de viande . | 40 centigrammes. |
| Glucose . . . | 3 grammes. |

Ces solutions, exactement neutralisées, étaient clarifiées par filtration, puis stérilisées par un séjour prolongé dans une étuve à vapeur. Ensuite elles étaient inoculées avec le bacille commun pur, et placées dans la couveuse à la température de 37°. Afin de neutraliser les acides qui se formaient et qui entravaient le développement des microbes et, en même temps, afin d'entretenir la fermentation pendant plus longtemps, nous ajoutions à nos solutions un peu de carbonate de chaux.

Lorsque la fermentation était terminée, ce que l'on reconnait à la disparition complète de tout dégagement de bulles de gaz, nous retirions les bouillons de la couveuse, nous vérifiions la pureté du bacille par des inoculations sur des tubes de gélatine inclinés, puis nous dosions le sucre restant et recherchions les acides formés.

Pour doser le sucre, nous nous sommes servi de la liqueur titrée de Fehling, en prenant comme limite extrême de réduction le moment précis où la solution ne donnait plus de réaction avec le ferrocyanure de potassium, acidifié par l'acide acétique.

Pour rechercher les acides formés, la culture, après avoir été débarrassée par filtration du carbonate de chaux non attaqué, est additionnée de 2 o/o d'acide sulfurique. On en distille la moitié et, à la moitié restante, on ajoute une égale quantité d'eau. On en distille de nouveau la moitié, on ajoute une seconde fois de l'eau et on achève la distillation jusqu'à ce qu'il ne reste plus que 80 centimètres cubes. Le produit de la distillation est alors légèrement alcalinisé par la baryte caustique traitée par un courant de $CO_2$, filtré, évaporé au bain-marie jusqu'à réduction d'environ 1/3, puis débarrassé par filtration d'un restant de baryum. En continuant ensuite

l'évaporation, on obtient finalement le sel barytique correspondant aux acides formés.

Du résidu de la distillation il fallait alors extraire l'acide lactique. Pour cela, après l'avoir neutralisé par la soude caustique, et séparé par filtration du précipité qui s'était formé, on l'évapore au bain-marie jusqu'à siccité complète. On traite ensuite le résidu par l'alcool absolu, on évapore jusqu'à consistance sirupeuse, puis le produit obtenu est dissous dans de l'acide sulfurique dilué de moitié. La solution est agitée à plusieurs reprises avec une grande quantité d'éther qui est ensuite éliminé par distillation; enfin on neutralise le résidu par du carbonate de zinc.

Après avoir enlevé l'excès de sel de zinc par un courant d'hydrogène sulfuré, et filtré la liqueur, on obtient le sel de zinc correspondant à l'acide cherché.

Notre première expérience a eu pour but de contrôler les recherches de Baginsky, comme aussi de rechercher s'il se formait bien d'autres acides que l'acide lactique.

*Expérience I.*

500 Grammes de bouillon renfermant 3 grammes o/o de glucose, donc en tout 15 grammes, et du carbonate de calcium sont inoculés avec le bacille commun et placés dans la couveuse à la température de 37° centig.

Après 3 jours 1/2 la fermentation est terminée. La culture possède l'odeur caractéristique du bacille commun.

Le produit de la distillation avec 2 o/o d'acide sulfurique, traité par la baryte caustique donne 2 gr. 442 d'un résidu cristallin qui, avec le perchlorure de fer, donne une coloration rouge foncée, ne disparaissant pas par l'ébullition.

Avec l'acide sulfurique et l'alcool on obtient une odeur d'éther acétique.

Avec le nitrate d'argent, un précipite blanc qui devient grisâtre par l'ébullition.

Ce dernier point nous indique, conformément aux données de Baginsky, que le sel renferme aussi des traces de formiate.

Le résultat de la calcination confirme entièrement cette vue.

La calcination de 0 gr. 511 de résidu desséché jusqu'à ce qu'il fournisse un poids constant donne 0 gr. 383.

Le calcul pour l'acétate exige 0 gr. 376.

Le calcul pour le formiate exige 0 gr. 443.

L'écart entre 0 gr. 376 et 0 gr. 383 s'explique très bien ici par la présence d'une petite quantité d'acide formique.

Cette expérience ne comporte pas la recherche du troisième acide, l'acide lactique; l'analyse est complétée dans l'expérience qui suit.

*Expérience II.*

200 Grammes de bouillon, renfermant 2 0/0 de sucre, au total donc 4 grammes, plus du carbonate de chaux, sont ensemencés avec le bacille commun et placés dans le thermostat à 37°.

La fermentation est très active et dure 2 jours et demi.

Le produit de la distillation avec 2 0/0 d'acide sulfurique donne 0 gr. 487 de sel.

Un essai de calcination fait avec 0,247 gr. de sel donne 0,181 gr. de $BaCO_3$.

Le calcul pour l'acétate demande 0 gr. 190.

Nous sommes donc en droit d'affirmer que le sel est de l'acétate.

Du résidu de la distillation, nous avons extrait les acides non volatils et obtenu 0,849 gr. d'un sel dont la forme cristalline présentait tous les caractères du lactate de zinc. Nous avons vérifié par la calcination la pureté de ce sel.

Dans ce but, nous en avons employé 0 gr. 279.

Le calcul pour l'acide lactique demandait 0 gr. 143,5 Nous avons obtenu 0 gr. 154.

Ces expériences nous prouvent, comme l'a trouvé Baginsky, que la fermentation du sucre par le bacille commun produit, outre l'acide carbonique, 3 acides, à savoir : l'acide formique, l'acide acétique et l'acide lactique.

### II. Relation des acides entre eux.

Nous avons dit plus haut que, d'après l'opinion de Baginsky, ces acides dériveraient les uns des autres par oxydation successive. S'il en était ainsi, il en résulterait que des cultures dans lesquelles le sucre aurait été remplacé par de l'acide acétique devraient fournir de l'acide formique, de l'acide carbonique et de l'hydrogène; et que celles dans lesquelles le sucre aurait été remplacé par de l'acide formique, devraient donner de l'acide carbonique et de l'hydrogène seulement. En d'autres termes, les cultures faites avec ces différents acides, ou, ce qui revient au même, avec leurs sels, devront fermenter, c'est-à-dire dégager des gaz, et dans la culture on devra trouver les acides inférieurs.

Nous avons fait les expériences suivantes dans le but de contrôler cette supposition.

Nous avons préparé trois bouillons de 250 grammes chacun, renfermant le premier, A, 4 grammes de formiate de Ca., le deuxième, B, 4 gr. d'acétate de Ca., et le troisième, C, 4 grammes de lactate de Ca. Ces solutions sont neutralisées, stérilisées, inoculées avec le bacille commun et placées dans le thermostat à la température de 37°. Après 20 heures nous remarquons que le bouillon A s'est troublé et présente à la surface un anneau de petites bulles; d'autres bulles remontent continuellement du fond, et quand on secoue la culture, il s'en forme des quantités innombrables dans toutes les couches du liquide. Il y a donc là une fermentation active; il nous semble même qu'elle est plus active que celle des solutions sucrées.

Les autres bouillons B et C sont simplement troubles et ne sont le siège d'aucun dégagement gazeux, même quand on les agite.

Deux autres séries d'expériences, faites dans des conditions identiques, nous ont donné absolument les mêmes résultats. Nous en concluons que ni l'acétate, ni le lactate, ou en d'autres termes, l'acide acétique et l'acide lactique ne sont à même de fournir de l'acide formique, de l'acide carbonique ou de l'hydrogène.

Pour étudier la nature des gaz dégagés dans les bouillons de formiate de calcium, nous avons fait fermenter une solution de formiate complétement à l'abri de l'air dans un eudiomètre renversé sur du mercure. Le lendemain, nous avons introduit un petit morceau de potasse caustique dans le tube et nous avons retourné celui-ci en tenant l'extrémité inférieure bouchée avec le doigt; nous l'avons agité plusieurs fois dans le but de déterminer l'absorption de l'anhydride carbonique qui aurait pu s'y trouver, puis en tenant toujours le doigt exactement sur l'ouverture du tube, nous l'avons replacé dans le bain de mercure. Après avoir retiré le doigt, nous constatâmes que la quantité de gaz n'avait pas diminué; elle avait au contraire augmenté d'une très petite quantité; sans doute par la mise en liberté d'une certaine quantité de l'hydrogène en solution. En allumant ce gaz on obtient une explosion avec flamme bleuâtre.

Cette expérience est intéressante. Elle nous apprend que l'hydrogène est fourni par les formiates; l'autre produit de décomposition de l'acide formique $CO_2$ est resté combiné au calcium, et se retrouve au microscope sous la forme de sphéro-cristaux. C'est d'ailleurs un fait bien connu que, en présence de beaucoup de microbes, le formiate de Ca se décompose en $CO_2$ et H.

On pourrait se demander si l'acide acétique ne dérive pas de l'acide lactique.

Cette question ne peut pas se résoudre par la simple inspection de la culture, comme celle de l'origine de $CO_2$ et de H. Il est nécessaire de recourir ici à la distillation, qui permet seule de séparer ces deux acides.

Dans ce but, nous avons soumis à cette opération les cultures faites avec le lactate dans les trois séries d'expériences de la page précédente, et nous n'avons obtenu à la distillation qu'un résidu insignifiant, alors que si cette transformation se réalisait, nous devrions obtenir des quantités notables d'acétate.

Les acétates ne dérivent donc pas des lactates.

La filiation en sens inverse ne peut également pas être admise. En effet, si le formiate ou l'acétate fournit le lactate, nous devons trouver celui-ci en quantité notable dans les bouillons où le sucre est remplacé par un de ces deux sels. Or la recherche du lactate a été ou bien infructueuse, ou bien les quantités trouvées sont tellement faibles qu'on peut les considérer comme fournies par la désassimilation même du microbe.

De plus, nous nous sommes également assuré que l'acide formique ne donne pas d'acide acétique, de sorte que *les trois acides, formique, acétique, et lactique, naissent indépendamment les uns des autres et ne se transforment pas les uns dans les autres.*

Tous ces résultats sont consignés dans le tabeau suivant : Le poids des sels volatils est exprimé en sel barytique; les sels ajoutés étaient les sels calciques.

TABLEAU VIII.

| SELS | QUANTITÉ SOUMISE A LA FERMENT. | SÉJOUR A LA COUVEUSE | SELS OBTENUS | | ESSAI DE CALCINATION | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | PAR DISTILLATION | PAR EXTRACTION | POIDS EMPLOYÉ | POIDS OBTENU | POIDS RÉCLAMÉ PAR LE CALCUL |
| Formiate | 4 grs. | 2 1/2 jours | 2,153 gr. | résidu amorphe insign. | 0,555 gr. | 0,472 gr. | 0,482gr. |
| Acétate | » | » | 4,443 » | » | 0,856 » | 0,640 » | 0,661 » |
| Lactate | » | » | léger résid. | 2,379 gr. | 0,444 » | 0,240 » | 0,228 » |
| Formiate | 4 grs. | 1 1/2 jour | 2 499 gr. | résidu insignifiant | 0,526 gr. | 0,451 gr. | 0,456gr. |
| Acétate | » | » | 2,653 » | » | 0,923 » | 0,723 » | 0,744 » |
| Lactate | » | » | traces de sel | 1,859 gr. | | | |
| Formiate | 3 1/2 gr. | 2 jours | 1 1/2 gr. | | 1,237 gr. | 1,058 gr. | 1,073gr. |
| Acétate | » | » | 2,831 » | | 0,747 » | 0,570 » | 0,576 » |
| Lactate | » | » | rien | | | | |

A première vue, quelques chiffres de ces tableaux pourraient paraître singuliers.

*A.* A la distillation des lactates, on obtient un léger résidu, qu'on pourrait interpréter comme formé d'acide acétique ou formique, dérivant de l'acide lactique. Mais, même en admettant que ce résidu soit formé par ces deux acides volatils, il est beaucoup trop faible pour que l'on puisse expliquer la formation d'acide acétique, qui se fait en si grande quantité quand il y a du sucre en présence ;

Les cultures faites simplement avec des peptones et de l'extrait de viande calciné sans sucre et sans sels organiques, donnent aussi un léger résidu à la distillation, formé de sels organiques. Ce fait nous autorise à placer l'origine du résidu obtenu par la distillation des lactates, non dans les lactates eux-mêmes, mais dans les peptones.

*B.* Les formiates et les acétates abandonnent aussi un léger résidu à l'extraction par l'éther, mais les remarques que nous venons de faire s'y appliquent également.

La conclusion générale que l'on peut tirer de tous ces faits, c'est que ces acides sont indépendants les uns des autres. Ils doivent donc dériver côte à côte de l'un ou de l'autre élément existant dans les cultures. Or ceux-ci ne peuvent être que les peptones ou le sucre.

Nous avons soumis plusieurs fois à la distillation des bouillons formés exclusivement de peptones et d'extrait de viande, et obtenu des résidus beaucoup inférieurs en poids à ceux du sucre ; en outre, nos bouillons de peptone n'ont jamais donné naissance à la fermentation. C'est donc bien le sucre qu'il faut considérer comme donnant naissance à ces trois acides.

Cette conclusion est du reste conforme à ce que l'on sait sur l'origine des acides dans les cultures d'organismes inférieurs. La production d'acides est très faible, lorsque ces êtres n'ont que des albumines pour nourriture ; elle s'accroît au contraire considérablement quand ils ont des matières ternaires à leur disposition.

### III. Destruction de l'acide formique.

Bagynski a trouvé des traces d'acide formique ; d'après nos expériences, nous devons également conclure que cet acide existe seulement en petite quantité. Est-ce parce qu'il est produit en faible proportion, ou bien parce qu'il est décomposé au fur et à mesure de sa production? Cette dernière hypothèse n'est guère hasardée ; quand on songe à la facilité avec laquelle le

bacille de l'intestin décompose les formiates, il n'est pas impossible que tout l'hydrogène formé ne dérive de l'acide formique. Dans ce cas, on ne trouverait de petites quantités de cet acide, que parce qu'il est décomposé au moment de sa formation; les acides acétique et lactique, au contraire, s'accumuleraient parce qu'ils ne sont pas attaqués, ou qu'ils ne le sont qu'avec une lenteur et une difficulté que l'on peut négliger.

Pour mettre en évidence les conséquences qui résultent de cette destruction inégale, nous avons fait les recherches suivantes :

*Expérience VI.* Dans un bouillon composé d'extrait de viande et de peptone, nous avons mis du formiate, de l'acétate et du lactate de calcium en nombre égal de molécules, à savoir : 1 0/0 gr. de formiate, 1,640 d'acétate et 1,620 de lactate. Le bouillon fut divisé en deux parts et, après inoculation de l'une des portions seulement, porté à la couveuse. Dans le bouillon ensemencé, il se produisit une fermentation énergique qui prit fin après deux jours et demi. Les deux portions furent distillées, l'une, celle non inoculée, donna 2,899 gr. de sel barytique, l'autre, inoculée, 1,804 gr., c'est-à-dire 1,095 gr. de moins. Cette différence indique qu'il s'est opéré dans ce second bouillon, une destruction abondante de sel. Un essai de calcination prouve en outre que cette destruction s'est opérée aux dépens du formiate. En effet, cette opération portant sur 0,581 gr. du produit du bouillon aseptique, donna un résidu de 0,478 gr., chiffre intermédiaire à ceux qui seraient fournis par la calcination de 0,581 gr. de formiate ou d'autant d'acétate de calcium pur. Dans le premier cas, le calcul exigerait 0,504, dans le second 0,449. Or, notre chiffre correspond bien à celui qui serait fourni par un mélange à molécules égales de ces deux sels, il est de 0,478, c'est-à-dire sensiblement éloigné de la même quantité de ces deux nombres.

Une calcination opérée avec 0,714 du produit salin provenant de la distillation du bouillon inoculé donna par contre un chiffre très voisin de celui exigé pour l'acétate pur. Calculé pour le formiate seul, le rendement devrait être de 0,619, pour l'acétate, 0,551. Or, il nous donne 0,560.

Cette expérience prouve ainsi d'une façon péremptoire, que la décomposition porte principalement, si pas exclusivement, sur le formiate; l'acétate, au contraire, est conservé. Ce fait se laisse démontrer non seulement par voie chimique comme nous venons de le faire, mais aussi par voie physiologique, comme nous allons l'établir.

Avec les deux résidus salins de l'expérience précédente et dont l'un est mélangé en parties égales d'acétate et de formiate, tandis que l'autre peut

être regardé comme constitué par de l'acétate à l'état de pureté, nous faisons deux bouillons, que nous introduisons dans deux eudiomètres renversés sur le mercure. Or, le premier donne lieu à un dégagement abondant d'hydrogène, tandis que l'autre ne fait que se troubler. C'est bien là la preuve que le formiate y avait été détruit.

Cette expérience renouvelée une seconde fois donna un résultat identique.

Nous en concluons, que si l'on trouve seulement des traces d'acide formique dans la fermentation du bacille commun, on ne peut pas en conclure que cet acide ne se forme qu'en très faible proportion. Il est au contraire rationnel d'admettre qu'il est produit en quantité relativement considérable, peut-être en quantité aussi considérable que les acides acétique et lactique, mais qu'il subit une décomposition rapide sous l'action du bacille de l'intestin.

### IV. Rapports des acides entre eux suivant que les cultures sont aérées ou non.

Une question intéressante à résoudre est celle de savoir si les acides sont formés dans les mêmes proportions, suivant que les cultures sont aérées ou non.

Nous avons distillé deux ballons de même teneur, mais dont l'un avait été soumis à la fermentation à l'abri de l'air, tandis que l'autre avait été constamment traversé par des bulles d'air, et nous y avons déterminé les proportions de sel obtenues à la distillation (acétate) et celle obtenue par extraction (lactates). Nous obtînmes les chiffres suivants :

TABLEAU IX.

| A L'AIR | A L'ABRI DE L'AIR |
|---|---|
| Acétate 0,768 gr. | 0,736 gr. |
| Lactate 0,888 » | 0,849 » |

Ainsi, malgré les conditions différentes de la fermentation, d'un côté excédant d'oxygène, de l'autre privation d'oxygène et accumulation de $CO_2$, les chiffres obtenus se correspondent parfaitement bien.

Dans une autre expérience on dosa le sucre avant et après la fermentation. Avant il y en avait 9,3 gr. Voici les chiffres obtenus après l'expérience.

## TABLEAU X.

| | A L'AIR | A L'ABRI DE L'AIR |
|---|---|---|
| Sucre détruit | 8,281 gr. | 7,801 gr, |
| Acétate | 1,871 » | 1,769 » |
| Lactate | 0,545 » | 0,523 » |

*Ces deux expériences prouvent qu'à l'abri de l'air les acides acétique et lactique se forment dans les mêmes proportions qu'en présence de l'air, et dans les mêmes proportions vis-à-vis de la quantité de sucre décomposé.*

## CONCLUSIONS.

1° Dans les solutions renfermant du glucose, le bacille commun de l'intestin se développe tout aussi bien à l'abri complet de l'air que lorsque ses cultures sont aérées d'une façon ininterrompue.

2° Il existe pourtant une différence, bien faible dans beaucoup de cas, mais incontestable : dans les cultures aérées, la pullulation est plus abondante et la décomposition du sucre plus complète.

3° Pour expliquer cette différence, pas n'est besoin de recourir à un défaut d'oxygène; l'accumulation de l'acide carbonique suffit seule à l'expliquer.

4° Comme Baginsky l'a démontré, la fermentation fournit surtout de l'acide acétique et de l'acide lactique; elle donne lieu également à un peu d'acide formique.

5° Les acides ne dérivent pas les uns des autres, mais naissent indépendamment les uns des autres.

6° Les acides acétique et lactique sont probablement des résidus, et, comme ils ne sont pas attaqués, du moins d'une façon sensible, ils s'accumulent dans les cultures.

7° L'acide formique est, suivant toutes les probabilités, produit en quantité beaucoup plus considérable qu'on n'en trouve à l'analyse; il est décomposé au fur et à mesure de sa production, en fournissant l'hydrogène et l'acide carbonique.

8° La proportion entre l'acide acétique et l'acide lactique est la même, que les cultures soient aérées ou qu'elles soient faites en l'absence d'oxygène. Le rapport de ces acides avec le sucre consommé est également indépendant de ces conditions. La destruction du glucose paraît donc subir les mêmes lois, aussi bien en présence de l'oxygène qu'en son absence.

En terminant qu'il nous soit permis d'adresser à Monsieur le professeur Denys nos sincères remerciements pour l'obligeance avec laquelle il a mis son laboratoire à notre disposition, et principalement pour les conseils éclairés qu'il nous a donnés et sans lesquels nous n'aurions pu mener ce travail à bonne fin.

# LA CELLULE

# LA CELLULE

## RECUEIL

## DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, professeur de biologie cellulaire,
G. GILSON, professeur d'embryologie, J. DENYS, professeur d'anatomie pathologique,
a l'Université catholique de Louvain.

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS.

TOME VII

2e FASCICULE.

I. Le bulbe olfactif chez quelques mammifères,
par A. VAN GEHUCHTEN et I. MARTIN.

II. Etude bactériologique sur les cystites,
par Aimé MORELLE.

III. Les organes ciliés des hirudinées,
par H. BOLSIUS, S. J.

IV. Anaérobiose du bacille commun de l'intestin
et de quelques autres bactéries,
par Manille IDE.

V. Glandes cutanées à canaux intracellulaires chez les crustacés édriophthalmes,
par Manille IDE.

VI. Les téguments séminaux des papavéracées,
par Alph. MEUNIER.

VII. Recherches sur l'appareil génital femelle de quelques batraciens indigènes,
par H. LEBRUN.

LIERRE
Typ. de JOSEPH VAN IN & Cie,
rue Droite, 48.

LOUVAIN
Aug. PEETERS, Libraire,
rue de Namur, 11.

1891

La Rédaction de « *La Cellule* » tient à faire remarquer que c'est par oubli que le travail de Monsieur le Professeur Ramon y Cajal : *Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères*, qui a paru dans le précédent fascicule, n'est pas daté. La Rédaction a reçu ce mémoire le 25 mai 1891.

# LE BULBE OLFACTIF

CHEZ

## QUELQUES MAMMIFÈRES

PAR

**A. VAN GEHUCHTEN** & **I. MARTIN**

PROFESSEUR D'ANATOMIE
A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN

ÉTUDIANT EN MÉDECINE,
ASSISTANT A L'INSTITUT VÉSALE

*(Mémoire déposé le 30 juin 1891.)*

# LE BULBE OLFACTIF CHEZ QUELQUES MAMMIFÈRES

Nos connaissances concernant la structure interne du bulbe olfactif ne sont entrées dans une voie sérieuse de progrès que depuis l'emploi de la remarquable méthode de Golgi. Les observations anciennes de Leydig, Owsiannikow, Clarke, Walter, Meynert et Henle, de même que celles plus récentes de Broca, Schwalbe et Obersteiner ont toutes été faites avec des méthodes d'investigation et de coloration peu propres à mettre en relief les dernières ramifications des fibres et des prolongements protoplasmatiques des cellules nerveuses. Elles sont non seulement discordantes, mais incomplètes : elles ne nous renseignent que sur le nombre des couches que l'on peut distinguer dans le bulbe ; c'est à peine si l'on y rencontre quelques données éparses sur la nature des éléments qui entrent dans leur constitution. En outre, elles ne nous apprennent rien de positif sur les relations morphologiques et fonctionnelles qui existent entre ces différents éléments. Les assertions de Owsiannikow (1), par exemple, à savoir : que les fibres nerveuses de la substance blanche du bulbe passent par les petites cellules nerveuses ou cellules sensitives de sa troisième couche, pour devenir ensuite fibres nerveuses périphériques et se terminer dans la muqueuse olfactive, semblent être plutôt le résultat d'idées préconçues que le fruit de l'observation directe.

Owsiannikow distingue quatre couches dans le bulbe olfactif des mammifères :

1° Une couche interne entourant l'épithélium qui tapisse la cavité centrale. Elle est formée de tissu conjonctif, riche en vaisseaux capillaires, mais dépourvue d'éléments nerveux;

(1) Owsiannikow : *Ueber die feinere Structur der Lobi olfactorii der Säugethiere*; Archives de Müller, p 469—477, 1860.

2° Une couche épaisse de fibres nerveuses. Plusieurs de celles-ci se mettent en rapport immédiat avec les petites cellules nerveuses, ou cellules sensitives, qui forment la troisième couche;

3° La couche des cellules sensitives. Ce sont de petites cellules de 11 à 13 μ de longueur et de 4 à 6 μ de largeur, pourvues de 4 ou 5 prolongements grêles. Chacun de ces prolongements se continue avec une fibre nerveuse, de telle sorte que les fibres venant du bulbe se continuent avec les prolongements internes de ces cellules, ressortent par les prolongements externes et deviennent fibres périphériques;

4° Enfin une quatrième couche, riche en vaisseaux sanguins et en petites cellules nerveuses bipolaires. Les fibres nerveuses du tractus olfactif, qui ont traversé la troisième couche sans entrer en relation avec les cellules sensitives, se continuent avec les cellules nerveuses bipolaires. Dans les parties les plus externes de cette couche, elles se groupent en faisceaux épais, dont la section transversale donne naissance à ces masses compactes décrites par Leydig chez les sélaciens.

Clarke (1) décrit six couches dans le bulbe olfactif du mouton :

1° Une couche interne épithéliale;

2° Une couche épaisse de fibres nerveuses;

3° Un plexus de fibres nerveuses avec de nombreux noyaux;

4° Une série continue de grandes cellules nerveuses;

5° Une couche formée de masses compactes, formant avec la couche précédente ce qu'il appelle la substance gélatineuse du bulbe;

6° Enfin la couche des fibres olfactives.

Il est disposé, lui aussi, à admettre une relation directe et immédiate entre les fibres nerveuses de la deuxième couche et les petites et les grandes cellules nerveuses des deux couches suivantes; cependant, ses assertions sont loin d'être aussi catégoriques que celles d'Owsiannikow.

Walter (2) ne décrit que deux couches dans le bulbe : une couche interne de substance blanche et une couche externe de substance grise.

D'après cet auteur les fibres nerveuses de la substance blanche ne sont que des faisceaux plus ou moins épais de fibrilles axiales (*Axenfasern*) entourés d'une gaine de myéline. A un point de leur trajet ces fibres nerveuses

(1) Clarke : *Ueber den Bau des Bulbus olfactorius und der Geruchsschleimhaut*; (traduit de l'anglais par Kölliker), Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XI, p. 31—42, 1862.

(2) Walter : *Ueber den feineren Bau des Bulbus olfactorius;* Archives de Virchow, Bd. 22, p. 241—259, 1861.

ou *Axenbänder* perdent leur myéline; alors les fibrilles axiales qui les constituent se séparent les unes des autres, entrent dans la substance grise et, là, chacune d'elles se met en continuité directe avec une cellule nerveuse bipolaire. Les prolongements périphériques des cellules bipolaires se réunissent de nouveau en faisceaux, qui vont devenir les prolongements internes des grandes cellules nerveuses multipolaires occupant la zone moyenne de la substance grise. Les fibrilles axiales quittent ces cellules par les prolongements externes et vont devenir les fibrilles olfactives périphériques. De sorte que, dans l'idée de Walter, d'accord en cela avec Owsiannikow, chaque fibrille nerveuse est continue depuis sa cellule d'origine centrale jusque dans l'organe périphérique, tout en passant par une ou plusieurs cellules nerveuses. Je suis convaincu, dit-il, » dass jede Axenfaser nicht nur von einer Nervenzelle zur anderen, sondern auch vom Centrum, d. h. von ihrer Nervenzelle nach der Peripherie und umgekehrt, einen ganz isolirten Verlauf besitzt (1). «

Meynert (2) distingue aussi dans le bulbe quatre couches, quelque peu différentes de celles admises par Owsiannikow :

1° Une couche externe formée par les faisceaux de fibrilles olfactives;

2° Une couche granuleuse formée de masses irrégulières d'aspect granuleux (les glomérules) dans lesquelles pénètrent les fibrilles olfactives;

3° Une couche gélatineuse riche en cellules nerveuses;

4° Enfin la substance blanche interne dans laquelle on rencontre des zones alternatives de fibres nerveuses et de petites cellules nerveuses analogues aux grains du cervelet.

Henle (3) admet jusque sept couches distinctes, et Schwalbe dans son *Lehrbuch der Neurologie* en décrit six.

Broca (4) divise le bulbe olfactif en une couche *corticale* et une couche *médullaire*. La couche corticale renferme deux zones : une zone superficielle ou zone des faisceaux nerveux et la zone des papilles (glomérules) ou zone profonde. Dans la couche médullaire il décrit trois zones distinctes superposées.

Les six couches admises par Schwalbe ont servi de base à la description que Ramón y Cajal (5) a donné tout récemment de la structure du

(1) Walter : Loc cit., p. 249.

(2) Meynert : *Vom Gehirne der Säugethiere*; Stricker's Handbuch der Lehre von den Gewebe p. 714, 1872.

(3) Henle : Handbuch der sistematischen Anatomie. Vol. III, p. 343, 1873.

(4) Broca : *Recherches sur les centres olfactifs;* Revue d'anthropologie, p. 385—455, 1879

(5) Ramón y Cajal : *Origen y terminación de las fibras nerviosas olfatorias;* Extraido de la Gaceta Sanitaria Municipal du 10 décembre 1890.

bulbe olfactif chez quelques mammifères. Il convient donc de nous y arrêter quelques instants. Schwalbe distingue sur une coupe transversale ou antéro-postérieure, et en allant de dedans en dehors :

1° Une couche interne limitant la cavité centrale : *couche médullaire* ou *ventrale Marksubstanz des Bulbus olfactorius*. Elle correspond à la septième couche ou couche épithéliale de Ramón y Cajal.

2° Une couche de fibres nerveuses et de grains : *Stratum granulosum* ou *Körnerschicht*. Elle comprend la sixième couche ou *couche des grains* et la cinquième ou *zone moléculaire supérieure* de Ramón y Cajal.

3° Une couche de cellules nerveuses : *Ganglienzellenschicht*. Couche des cellules mitrales ou empanachées supérieures de Ramón y Cajal.

4° Une couche gélatineuse : *Stratum gelatinosum*. C'est la couche moléculaire inférieure de Ramón y Cajal.

5° La couche des glomérules olfactifs : *Stratum glomerulosum* ou *Knäuelschicht*.

6° La couche des fibrilles olfactives ou *Riechnervenschicht*.

Cette grande variabilité dans le nombre des couches admises par les auteurs prouve suffisamment que cette division n'est liée à aucun caractère essentiel, qu'elle est tout arbitraire et ne peut avoir d'importance réelle. Elle repose plutôt sur l'aspect macroscopique des différentes couches, aspect qui peut varier avec le fixateur, le colorant, etc., que sur la véritable nature et les relations fonctionnelles des éléments qui les constituent. Elle pouvait être bonne aussi longtemps que l'on n'avait aucune idée précise sur la véritable nature des cellules qui entrent dans leur constitution et de leurs relations réciproques. Mais aujourd'hui que la méthode de Golgi nous permet de mettre en évidence, avec toute la clarté et la netteté désirables, tous les éléments du bulbe jusque dans leurs plus fines ramifications, le temps est venu, nous semble-t-il, d'abandonner ces anciennes divisions. Golgi l'a parfaitement compris et, dès 1875 déjà, dans un remarquable travail sur la structure du bulbe olfactif (1), il a proposé une division nouvelle en rapport immédiat avec la véritable structure du bulbe. Il est regrettable, à nos yeux, que Ramón y Cajal n'ait pas maintenu dans sa description les trois couches proposées par Golgi, et admises d'ailleurs par Pedro Ramón (2), dans sa communication préliminaire sur la structure des centres nerveux.

(1) Golgi : *Sulla fina struttura dei bulbi olfattorii*, Reggio Emilia, 1875.

(2) Pedro Ramón : *Notas préventivas sobre la estructura de los centros nerviosos*; Gaceta sanitaria de Barcelona, Anno III, n° 1, p. 10-18, Septembre 1890.

Dans la description qui va suivre nous étudierons successivement la structure interne des trois couches admises par Golgi :

1° Une couche superficielle très mince, d'une couleur grisâtre, formée par les faisceaux des fibres nerveuses olfactives périphériques, ou *couche des fibrilles olfactives*, Pl. III, *A*.

2° Une couche moyenne de substance grise, excessivement riche en cellules nerveuses, que nous appellerons la *couche des cellules mitrales*, Pl. III, *B*.

3° Une couche interne de substance blanche, formée par les faisceaux de fibres nerveuses du tractus olfactif, entremêlés à des amas de cellules que l'on a désignées sous le nom de *grains*, ou couche des *fibres nerveuses centrales*, Pl. III, *C*.

Nos recherches ont été faites sur les bulbes de chiens et de chats adultes ou âgés de quelques jours seulement, les bulbes de lapins, de souris et de rats adultes. Ceux du chat et ceux du chien nous semblent les plus favorables pour cette étude. Nous avons employé la méthode rapide de Golgi. Les bulbes sectionnés en tronçons de quelques millimètres d'épaisseur séjournaient pendant trois jours dans le mélange osmio-bichromique, puis étaient portés dans une solution de nitrate d'argent à 0,75 %, additionnée de 1 goutte d'acide formique pour 100 cc. de la solution. Les réactions les plus belles et les plus complètes ont été obtenues dans le bulbe de chats et de chiens âgés de quelques jours. L'un de nous a exposé un certain nombre de ces préparations au dernier congrès des anatomistes à Munich.

## I.

### Couche des fibrilles olfactives.

D'après les observations de Ramón y Cajal (1) et celles de l'un de nous (2), on trouve dans la muqueuse olfactive des mammifères deux espèces de cellules : des cellules épithéliales et des cellules nerveuses (*Riechzellen* de Max Schultze). Celles-ci sont bipolaires. Leur prolongement périphérique arrive jusqu'à la surface libre de l'épithélium, où il se termine par un cil souvent coloré en noir par le chromate d'argent. Leur prolongement central est beau-

(1) Ramón y Cajal : *Nuevas applicaciones del metodo de coloración de Golgi*, Barcelona, 1889. — *Origen y terminación de las fibras nerviosas olfatias*, 1890.

(2) A. Van Gehuchten : *Contributions à l'étude de la muqueuse olfactive chez les mammifères*; La Cellule, t. VI, 2e fasc., 1890.

coup plus grêle; il représente le véritable prolongement cylindraxil de la cellule nerveuse olfactive. Il traverse la sous-muqueuse, où il se réunit aux prolongements des cellules voisines pour former des faisceaux plus ou moins volumineux; ceux-ci passent par la lame criblée de l'ethmoïde et arrivent au bulbe olfactif.

Nous avons observé les cellules bipolaires de la muqueuse olfactive, ainsi que la continuité directe de leur prolongement central avec une fibrille olfactive de la sous-muqueuse, dans la muqueuse d'un rat de quelques jours, FIG. **1**, et dans celle de la souris blanche nouveau-née.

Arrivés au bulbe ces faisceaux de fibrilles forment une couche externe peu épaisse, dans laquelle ils sont entrelacés d'une façon très irrégulière. Ainsi que GOLGI l'a décrit depuis longtemps, ces faisceaux s'y divisent et s'y subdivisent, les fibrilles qui les constituent s'écartent les unes des autres et se rendent toutes dans les glomérules olfactifs.

D'après RAMÓN Y CAJAL ces fibrilles, dans la couche externe, sont fines et variqueuses. Ainsi que l'un de nous l'a déjà fait remarquer pour les fibrilles olfactives du lapin, les varicosités décrites par RAMÓN Y CAJAL s'observent seulement quand la réduction est quelque peu incomplète. Lorsque la coloration au chromate d'argent a parfaitement réussi, les fibrilles sont lisses et homogènes dans toute leur étendue, depuis leur cellule d'origine dans la muqueuse jusqu'au bulbe. Telles étaient du moins toutes celles que nous avons rencontrées dans le bulbe du chat, du chien, du lapin et de la souris.

RAMÓN Y CAJAL dit aussi que ces fibrilles ne se ramifient jamais, et que dans la couche externe du bulbe elles ont la même épaisseur qu'au moment où elles partent des cellules bipolaires de la muqueuse. En d'autres termes, le prolongement cylindraxil de la cellule olfactive reste indivis jusque dans le glomérule olfactif. Tel semble aussi être l'avis de GOLGI, au moins à en juger par la figure qui accompagne son travail, et dans laquelle les fibrilles olfactives arrivent aux glomérules sans division ni bifurcation aucune.

D'après nos observations, faites surtout sur le bulbe du chat, un grand nombre des fibrilles olfactives, arrivées dans la couche superficielle du bulbe, se bifurquent pour donner naissance à deux fibrilles de même épaisseur. Celles-ci peuvent se rendre dans un seul et même glomérule, FIG. **3**; ou bien, ce qui nous paraît beaucoup plus important, chacune d'elles pénètre dans un glomérule différent. Nous avons même vu plus d'une fois l'une de ces branches se bifurquer encore à son tour. Il en résulte nécessairement

qu'une seule cellule olfactive de la muqueuse peut être en rapport avec deux ou plusieurs glomérules distincts et, par l'intermédiaire de ceux-ci, comme nous le verrons plus loin, avec deux ou plusieurs cellules mitrales. Ces divisions s'observent le plus facilement sur des coupes tangentielles n'intéressant que la couche superficielle elle-même. On peut les rencontrer aussi sur des coupes transversales ou antéro-postérieures. La bifurcation de la fibrille olfactive dans la couche superficielle du bulbe est loin d'être un fait constant; elle est cependant assez fréquente. Nous l'avons observée clairement au moins une trentaine de fois. Pour exclure toute cause d'erreur, nous n'avons tenu compte que des cas où un petit nombre de fibrilles étaient réduites et où l'on pouvait poursuivre les branches de bifurcation jusque dans le glomérule. La fibrille olfactive à son point de bifurcation présentait alors l'épaississement triangulaire caractéristique de toute division d'un prolongement cylindraxil. Nos FIG. **2**, **3**, **4**, **5** et **6** représentent quelques-uns des cas que nous avons observés.

Il existe donc une certaine analogie entre les cellules bipolaires de la muqueuse olfactive et les cellules des ganglions spinaux. Dans les deux cas, le prolongement central se bifurque à son arrivée dans les centres nerveux, avec cette différence que la bifurcation est constante pour les prolongements internes des cellules des ganglions (1), ainsi que cela résulte des recherches de RAMÓN Y CAJAL, KÖLLIKER et de l'un de nous (2), tandis qu'elle ne l'est pas à beaucoup près pour le prolongement cylindraxil des cellules olfactives.

Entremêlées à ces faisceaux de fibrilles olfactives, on trouve encore dans la couche superficielle du bulbe des cellules de neuroglie garnies de nombreux prolongements protoplasmiques. Les prolongements externes sont

(1) NOTE. Cette bifurcation constante des fibres des racines postérieures dès leur entrée dans la moelle est mise en doute par GOLGI (*). Pour lui, cette bifurcation existe, maise elle représente plutôt l'exception que la règle générale. Il nous est difficile d'admettre cette manière de voir. Dans la moelle embryonnaire du veau nous avons vu cette bifurcation à toutes les fibres des racines postérieures et nous avons pu poursuivre les deux branches assez loin pour nous convaincre que l'une d'elles n'était pas une branche collatérale Il nous souvient qu'au dernier congrès des anatomistes à Munich nous avons vu, sur des préparations de KÖLLIKER, les fibres du nerf acoustique, dès leur entrée dans le tronc cérébral, se bifurquer régulièrement, presque au même niveau, en une branche ascendante et une branche descendante.

(*) GOLGI : *La rete nervosa diffusa degli organi centrali del sistema nervoso. Suo significato fisiologico.* Estratto dai *Rendiconti* del R. Istituto Lombardo, Serie II, Vol. XXIV, Fasc. VIII et IX, p. 12, Aprile, 1891.

(2) A. VAN GEHUCHTEN : *La structure des centres nerveux : la moelle épinière et le cervelet* La Cellule, t. VII, 1ᶠ fasc., 1891.

courts et se terminent souvent par des nodosités irrégulières et assez volumineuses, tandis que les prolongements internes longs, raides et grêles s'étendent plus ou moins loin entre les glomérules olfactifs, FIG. 7.

## II.

### Couche des cellules mitrales.

La couche moyenne du bulbe ou couche des cellules mitrales a une structure beaucoup plus compliquée. Elle comprend la couche des glomérules, la couche gélatineuse et la couche ganglionnaire de SCHWALBE, la couche des glomérules, la couche moléculaire inférieure et la couche des cellules mitrales de RAMÓN Y CAJAL.

Cette seconde couche est nettement séparée de la couche interne ou de substance blanche par une rangée continue de cellules nerveuses volumineuses appelées à raison de leur forme : *cellules mitrales*. Sa limite externe est moins nette : les glomérules olfactifs la séparent plus ou moins de la couche superficielle. L'espace situé entre les cellules mitrales et les glomérules est occupé par des éléments de nature très diverse.

Nous décrirons successivement les cellules mitrales, les glomérules olfactifs et les éléments de la couche moyenne elle-même.

A. *Cellules mitrales (cellules empanachées supérieures de* RAMÓN Y CAJAL*).*

A la limite interne de la substance grise on trouve une série continue de cellules nerveuses volumineuses, décrites pour la première fois par GOLGI, en 1875. Leur forme est généralement triangulaire à sommet dirigé vers le centre du bulbe. De ce sommet part le plus souvent le prolongement cylindraxil. Des angles latéraux et de la face externe libre partent un grand nombre de prolongements protoplasmatiques.

Le prolongement cylindraxil naît du sommet du corps cellulaire, pénètre verticalement dans la substance blanche où, après un certain trajet, il se recourbe à angle droit sur lui-même pour devenir fibre longitudinale (1). Sur des coupes antéro-postérieures on peut le poursuivre parfois sur une étendue très considérable. Il est toujours lisse et homogène dans la partie verticale

(1) Pour les cellules mitrales situées à l'extrémité antérieure du bulbe le prolongement cylindraxil a une direction antéro-postérieure dès son origine et se continue directement avec une fibre nerveuse horizontale de la substance blanche.

de son trajet; quand il est devenu fibre horizontale, il présente des varicosités assez nombreuses, FIG. 8 et 12. A une petite distance du corps cellulaire il décrit le plus souvent un coude en zigzag assez aigu. Dans sa portion ascendante, aussi bien que durant son trajet horizontal dans la substance blanche, il émet un grand nombre de branches collatérales, souvent très longues, qui, après s'être divisées et subdivisées, semblent se terminer librement soit entre les grains de la substance blanche, soit entre les cellules mitrales elles-mêmes. Nous verrons plus loin la disposition spéciale de ces collatérales.

Ces collatérales n'étaient pas réduites dans les préparations de GOLGI. PEDRO RAMÓN les a signalées le premier dans le bulbe olfactif des oiseaux. Leur existence est prouvée dans le bulbe des mammifères par les observations de S. RAMÓN Y CAJAL et par les nôtres.

Cependant le prolongement cylindraxil ne naît pas toujours du sommet interne de la cellule mitrale. Nous l'avons vu quelquefois émerger des faces latérales, PL. III. Il peut même ne pas provenir directement du corps cellulaire, mais naître, à une certaine distance, d'un prolongement protoplasmatique, ainsi qu'on l'observe dans le bulbe du chat, FIG. 9. D'autres fois encore, on voit partir de l'angle interne de la cellule un prolongement protoplasmatique très gros, qui monte verticalement dans la substance blanche, puis se recourbe sur lui-même pour rentrer dans la couche moyenne et s'y terminer librement. De l'anse ainsi formée naît alors le prolongement nerveux, ainsi que nous l'avons représenté dans la FIG. 10 et dans une cellule de la PL. III.

Les cellules mitrales du bulbe se comportent donc comme les cellules nerveuses en général : elles sont pourvues de prolongements protoplasmatiques et d'un prolongement cylindraxil. Celui-ci naît d'une façon variable : il sort directement du corps cellulaire, ou bien, à une distance variable de celui-ci, d'un prolongement protoplasmatique. Tous ces détails ont une réelle importance; ils nous fourniront bientôt un argument en faveur de la nature nerveuse des prolongements protoplasmatiques.

Le prolongement cylindraxil ne naît pas seul de l'angle interne de la cellule mitrale; chez le chat on voit partir très fréquemment de cet angle un certain nombre de prolongements protoplasmatiques longs et grêles, qui se terminent librement dans la substance blanche, FIG. 11 et PL. III.

Les prolongements protoplasmatiques existent en nombre variable. Ils ne naissent pas seulement de la face externe et des angles latéraux, mais aussi des faces latérales, et même, comme nous venons de le voir, du sommet interne.

D'après Golgi, tous ces prolongements se comportent de la même façon : ils traversent plus ou moins obliquement la substance grise et vont se terminer librement par des arborisations courtes et nombreuses dans les glomérules olfactifs. Il n'en est pas ainsi chez les mammifères que nous avons étudiés. Nous avons, comme Ramón y Cajal, distingué sur ces cellules mitrales deux espèces de prolongements : des *prolongements latéraux* et un *prolongement descendant*. Les prolongements latéraux, fig. **8** à **12**, *b*, naissent des angles latéraux de la cellule. Ils sont généralement très épais, traversent un peu obliquement la substance grise, se divisent une ou deux fois, pour se terminer librement, à une distance quelquefois très grande du corps cellulaire, dans la zone de substance grise placée immédiatement en dehors des cellules mitrales. Ils s'entrelacent dans cette zone avec les prolongements des cellules mitrales voisines, avec les arborisations terminales du prolongement descendant de certaines petites cellules ou *grains* de la substance blanche, avec les ramifications finales d'un grand nombre de collatérales, qui descendent des fibres de la substance blanche, et avec d'autres éléments encore, de façon à former un treillis inextricable, Pl. III. Ces prolongements latéraux se dirigent dans tous les sens, de sorte que les cellules mitrales présentent un aspect identique sur des coupes transversales et antéro-postérieures, contrairement à ce qui existe pour les cellules de Purkinje du cervelet.

Le prolongement *descendant*, fig. **8** à **12**, *c*, se comporte tout autrement. Il naît de la face libre de la cellule mitrale par une base large et épaisse; il est à contours quelque peu irréguliers; il se dirige en dehors et pénètre dans un glomérule olfactif. Là, il se divise et se subdivise un grand nombre de fois et à des distances très rapprochées; il donne ainsi naissance à une arborisation très complexe dont les branches courtes, épaisses et moniliformes se terminent d'ordinaire par un petit épaississement libre, fig. **8**, **10**, **12**, **28** et **29**. Golgi, le premier, a montré ce rapport intime de la cellule mitrale avec le glomérule olfactif, en même temps qu'il a démontré l'absence d'anastomoses entre ces branches terminales et leur terminaison libre dans le glomérule.

Chez les mammifères chaque cellule mitrale ne présente qu'un seul prolongement descendant, contrairement à l'idée de Golgi. Ce prolongement se termine le plus souvent dans un seul glomérule. Quelquefois cependant, ce prolongement descendant, arrivé dans la région externe de la substance grise, se bifurque et chaque branche de bifurcation se termine par une arborisation libre dans un glomérule différent, fig. **12**. Mais ces cas sont très

rares. On peut donc dire, d'une manière générale, que chaque cellule mitrale n'est en rapport qu'avec un seul glomérule. Un nombre considérable de fibrilles olfactives peuvent arriver à ce glomérule des différentes régions de la muqueuse olfactive et s'y terminer, comme nous le verrons plus loin, par des ramifications libres. Chaque cellule mitrale est donc en rapport médiat avec un grand nombre de cellules bipolaires de la muqueuse. Nous dirons bientôt comment.

La disposition est quelque peu différente chez les oiseaux. D'après les observations de Pedro Ramón, chaque cellule mitrale y est pourvue de 18 à 20 prolongements descendants, qui vont tous se terminer de la même façon dans des glomérules distincts. Mais, par contre, il n'arrive dans chacun de ces glomérules que la ramification terminale d'une, de deux, ou rarement d'un plus grand nombre de fibrilles olfactives. De sorte que, ici aussi, mais par un autre mécanisme, on arrive au même résultat, à savoir que chaque cellule mitrale est en rapport médiat avec un nombre considérable de cellules olfactives.

Avant Golgi ces cellules avaient été entrevues par Walter, Clarke, Meynert, Henle et d'autres; mais ces auteurs n'avaient aucune idée du nombre ni du sort des prolongements dont ces cellules sont pourvues.

Elles correspondent aux cellules excito-motrices de Broca. Pour ce savant, en effet, le bulbe olfactif n'est pas seulement sensitif; il est aussi un centre moteur. Les grandes cellules multipolaires que l'on trouve à la limite interne de sa troisième zone sont des cellules motrices. Celles-ci sont pourvues de trois prolongements, dont chacun se continue avec une ou deux fibres nerveuses. Broca prétend avoir poursuivi ces fibres jusque dans le pédoncule cérébral, où elles vont se joindre à la voie motrice commune.

La limite interne de la couche moyenne du bulbe n'est pas seulement formée par les cellules mitrales. Entre ces cellules volumineuses on trouve encore de petites cellules bipolaires, abondantes surtout chez le chat. Le prolongement interne de ces cellules se divise plusieurs fois et se termine librement dans les couches les plus externes de la substance blanche. Le prolongement externe se comporte de même pour se terminer librement dans la substance grise. Nous avons réuni dans les fig. **13** et **13″** quelques types de ces cellules bipolaires. Elles sont, sans aucun doute, de nature connective. La même zone est traversée également par des prolongements protoplasmatiques de certaines cellules de neuroglie, dont le corps cellulaire est placé un peu en dehors des cellules mitrales, fig. **13′**.

B. *Glomérules olfactifs.*

Sur une coupe transversale ou antéro-postérieure d'un bulbe olfactif de mammifères, on rencontre, immédiatement en dedans de la couche des fibrilles olfactives, une série continue de masses granuleuses, signalées pour la première fois par Leydig, en 1857, chez les sélaciens, et par Clarke chez les mammifères. Ces masses ont un volume variable, elles sont plus ou moins arrondies, à contours assez réguliers. La juxtaposition est loin d'être régulière et, à certains endroits, elles forment souvent deux et quelquefois trois rangées. Elles forment la limite externe de la couche des cellules mitrales.

Les idées les plus diverses ont été émises sur la signification de ces glomérules; avant l'application de la méthode de Golgi, on ne connaissait presque rien de leur structure.

Leydig les décrit dans le bulbe de *Sphyrna* » als kugelförmige vom freiem Auge sichtbare und mit Blutgefässen umsponnene Klumpen einer feinkörnigen Substanz (1). « Les fibres nerveuses de la substance blanche, après s'être mises en rapport avec une cellule nerveuse bipolaire, pénètrent dans ces masses. De ces mêmes masses sortent, du côté opposé, les faisceaux des fibrilles olfactives.

Owsiannikow les considère comme la coupe transversale de faisceaux de fibres nerveuses traversant la couche externe du bulbe, enveloppés et traversés par des vaisseaux sanguins.

Walter les a étudiés chez le lapin et le veau. Les prolongements externes des grandes cellules nerveuses y pénètrent, les faisceaux de fibrilles olfactives en sortent entourées d'une gaîne de substance granuleuse.

Meynert les croit formés par des fibres olfactives gélatineuses pelotonnées sur elles-mêmes, interrompues dans leur trajet par des cellules fusiformes et donnant naissance à de fines fibres centrales myéliniques.

Pour Henle ces glomérules ne représentent que des parties détachées de la substance gélatineuse dans laquelle ils sont englobés.

Broca les désigne sous le nom de *papilles* du bulbe olfactif. Ces papilles sont des amas de petites cellules nerveuses que Broca considère comme des cellules sensitives à cause de leur petitesse, de leur forme arrondie et de leur irrégularité. Ces papilles sont pour lui les organes de réception des impressions olfactives, des organes exclusivement sensitifs.

(1) Leydig : Lehrbuch der Histologie. — *Vom Geruchsorgan der Thiere*; p. 216, 1857.

Schwalbe se montre disposé à admettre l'idée de Broca. En comparant la structure du bulbe avec celle de l'écorce cérébrale, il admet avec Krause que la couche des glomérules du bulbe est l'homologue d'un ganglion spinal (1).

Golgi a, le premier, jeté quelque lumière sur la structure de ces organes énigmatiques. A l'aide de sa méthode, il a prouvé que dans chaque glomérule viennent se terminer d'une part le prolongement protoplasmatique descendant d'une cellule mitrale, ainsi que nous l'avons vu plus haut, et d'autre part les fibrilles olfactives de la couche superficielle. Ces deux éléments sont indépendants l'un de l'autre.

Les ramifications terminales du prolongement descendant de la cellule mitrale restent indépendantes; elles ne s'anastomosent ni entre elles, ni avec les ramifications des fibrilles olfactives. Ce fait a été confirmé par les observations de Ramón y Cajal et les nôtres. Les fibrilles olfactives ne se comportent pas de même, d'après Golgi. Arrivée dans le glomérule olfactif, dit cet auteur (2), chaque fibrille se divise et se subdivise à des distances très rapprochées et d'une façon très compliquée, et, comme les fibrilles excessivement fines qui en résultent sont très tortueuses et *s'unissent entre elles* (subiscano bizarre e complicate tortuosita, e fra loro si uniscano), elles donnent lieu à un élégant et fin réseau (un elegante e fina rete) dans l'intérieur du glomérule.

Ramón y Cajal a trouvé, comme Golgi, que les fibrilles olfactives pénètrent dans les glomérules et y subissent des divisions et des subdivisions répétées. Mais, d'après lui, les fibrilles qui en résultent ne s'anastosent jamais ni entre elles, ni avec les ramifications terminales des fibrilles voisines. Nous pouvons confirmer pleinement cette description de Ramón y Cajal. Dans le bulbe du chat, du chien, du lapin, du rat et de la souris nous avons toujours vu les fibrilles olfactives finir dans les glomérules par des arborisations libres. Sous ce rapport, le prolongement cylindraxil des cellules bipolaires de la muqueuse olfactive se comporte donc comme le prolongement cylindraxil de toute cellule nerveuse. Nos fig. **14** à **20** représentent la façon très variée dont la fibrille olfactive se termine dans le glomérule. Pour observer cette terminaison avec toute la clarté désirable il faut avoir recours à des glomérules dans lesquels une seule fibrille olfactive a été réduite, fig. **14**, **16**, **17** et **20**. Il pénètre en effet dans chaque glomérule

(1) Schwalbe : loc. cit., p. 744.

(2) Golgi : loc. cit., p 10.

un nombre considérable de fibrilles olfactives qui toutes s'y divisent plusieurs fois et s'y entrelacent d'une façon extrêmement compliquée; lorsque toutes ces fibres sont réduites, le glomérule paraît entièrement noir.

Les branches de division des fibrilles olfactives sont généralement courtes, quelque peu sinueuses et elles finissent d'ordinaire par un petit épaississement terminal.

Au moment d'entrer dans les glomérules, la fibrille olfactive se dédouble fréquemment en deux fibrilles dont les subdivisions répétées peuvent occuper une grande partie du glomérule, FIG. **17**. Cette bifurcation a lieu souvent, comme nous l'avons vu, à quelque distance du glomérule, et alors les deux branches qui en résultent peuvent ou bien se terminer dans le même glomérule, FIG. **3**, ou bien se rendre à deux glomérules distincts, FIG. **4**. Une fibrille olfactive peut même, en se subdivisant, se mettre en rapport avec trois glomérules, FIG. **5** et **6**.

Ainsi, on voit aboutir dans le glomérule olfactif les ramifications terminales du prolongement descendant d'une cellule mitrale et les arborisations terminales des fibrilles olfactives. Ce sont là les deux seuls éléments qui entrent avec certitude dans sa constitution. Ils sont manifestement indépendants l'un de l'autre, tout en étant entrelacés intimement. Il en résulte nécessairement que l'ébranlement nerveux amené par la fibrille olfactive ne peut se transmettre à la cellule mitrale que par le contact qui existe entre le prolongement cylindraxil de la cellule olfactive et le prolongement protoplasmatique de la cellule mitrale.

Nous n'avons jamais vu entrer dans ce glomérule ni des branches collatérales du prolongement cylindraxil des cellules mitrales, ni les ramifications terminales de fibres nerveuses venant de la substance blanche ainsi que GOLGI l'a décrit et figuré.

La connexion anatomique des fibrilles olfactives avec les cellules ganglionnaires du bulbe et avec les fibres nerveuses du tractus ne peut donc s'établir, comme le croit GOLGI, ni *indirectement*, entre les fibrilles olfactives et les cellules mitrales par les collatérales du prolongement cylindraxil de ces dernières, car ces collatérales n'atteignent jamais le glomérule; ni *directement*, entre les fibrilles olfactives et les fibres du tractus, parce que, ainsi que nous le verrons, on ne trouve pas dans la substance blanche du bulbe des fibres nerveuses dont les ramifications terminales arrivent dans la substance grise.

Nous avons vu jusqu'ici que chaque glomérule ne reçoit qu'un seul

prolongement descendant, soit qu'il vienne d'une cellule mitrale différente pour chaque glomérule, comme cela est le cas le plus fréquent chez le chat, la souris et le rat, soit qu'il vienne d'une seule et même cellule mitrale pour plusieurs glomérules, ainsi que cela existe chez les oiseaux. Telle est la conclusion qui se dégage des observations de Golgi, de Pedro Ramón, de S. Ramón y Cajal et des nôtres.

Nous avons rencontré une disposition tout autre dans le bulbe olfactif du chien adulte. Les glomérules de ce bulbe sont très volumineux, et chacun d'entre eux reçoit, d'une façon constante, le prolongement protoplasmatique descendant d'un grand nombre de cellules mitrales. Nous avons rencontré très souvent des glomérules dans lesquels 5 ou 6 de ces prolongements venaient se terminer, fig. **20** et **21**.

Il résulte de ce fait une conséquence importante, la voici. Chez tous les mammifères étudiés chaque cellule mitrale est en rapport avec un grand nombre de cellules nerveuses bipolaires, grâce au nombre considérable de fibrilles olfactives qui viennent se terminer dans un même glomérule. Par contre, chaque cellule olfactive de la muqueuse n'est en rapport, le plus souvent, qu'avec une seule, rarement avec deux cellules mitrales, parce que chaque fibrille olfactive ne se termine, le plus souvent, que dans un seul glomérule. Chez certains animaux cependant, — peut-être ceux où le sens de l'olfaction est plus développé, comme chez le chien — chaque cellule bipolaire de la muqueuse est en rapport avec plusieurs cellules mitrales. Et cela non parce que son prolongement cylindraxil en se bifurquant peut se rendre à deux glomérules différents, mais surtout parce que dans un même glomérule chaque fibrille olfactive peut être en contact avec les ramifications terminales du prolongement descendant d'un grand nombre de cellules mitrales. Les relations entre les cellules mitrales et les cellules olfactives périphériques y sont donc plus nombreuses et plus variées.

D'après Golgi cette structure du glomérule olfactif est rendu plus complexe encore par la présence de petites cellules connectives à corps cellulaire irrégulier et pourvu d'innombrables prolongements protoplasmatiques, finement ramifiés, qui se mettent en rapport intime avec les parois des capillaires. Ces cellules se colorent difficilement par la méthode rapide au liquide osmio-bichromique. Nous avons obtenu parfois leur coloration dans le bulbe du chat, mais elles nous semblaient situées plutôt à la surface du glomérule que dans son intérieur. Ce sont ces petites cellules à corps arrondi et à prolongements protoplasmatiques courts et grêles, que nous

avons représentées dans la FIG. 23. Il nous serait impossible de nous prononcer sur leur véritable nature; nous n'avons jamais pu y déceler de prolongement cylindraxil. RAMÓN Y CAJAL les a rendues d'une façon analogue dans sa FIG. 4 *a*. Il croit qu'il s'agit là d'éléments nerveux, destinés peut-être à mettre en relation directe les glomérules entre eux.

C. *Éléments de la couche grise.*

La couche de substance grise comprise entre les cellules mitrales et les glomérules olfactifs est formée d'éléments très divers. On peut la diviser en une zone interne occupée par un entrelacement inextricable de prolongements protoplasmatiques et de prolongements cylindraxils. Les premiers viennent surtout des cellules mitrales elles-mêmes et des branches descendantes de nombreuses petites cellules de la substance blanche. Les derniers sont ou bien des ramifications terminales du prolongement nerveux de certaines petites cellules de la couche blanche, ou des branches collatérales des fibres mitrales de cette même couche, ou enfin le prolongement des cellules nerveuses situées dans la zone externe et qui se rendent verticalement aux fibres de la substance blanche, PL. III.

La zone externe renferme deux éléments nerveux, bien décrits par GOLGI.

1° De grandes cellules nerveuses, analogues aux cellules mitrales, mais plus ou moins fusiformes et placées parallèlement à la surface du bulbe. Ce sont les *cellules empanachées médianes* de RAMÓN Y CAJAL. Elles possèdent un prolongement cylindraxil qui monte verticalement, traverse la rangée des cellules mitrales et va devenir fibre constitutive de la substance blanche. Comme le prolongement cylindraxil des cellules mitrales, il émet un grand nombre de branches collatérales. Les prolongements protoplasmatiques se dirigent vers la périphérie, où ils se terminent librement dans le voisinage des glomérules. Un seul d'entre eux, un peu plus volumineux que les autres, entre dans un glomérule, et là il se comporte absolument comme le prolongement descendant des cellules mitrales, PL. III, *a*.

2° De petites cellules nerveuses, ou *cellules empanachées inférieures* de RAMÓN Y CAJAL, qui sont groupées à l'entour des glomérules, PL. III, *b*. Le prolongement cylindraxil et les prolongements protoplasmatiques se comportent comme ceux des cellules précédentes.

Toutes les cellules nerveuses situées dans la couche moyenne du bulbe

se comportent donc de la même façon, quels que soient leur forme, leur position ou leur volume. Le prolongement cylindraxil pénètre toujours dans la substance blanche pour devenir fibre horizontale du tractus olfactif. Les prolongements protoplasmatiques se terminent librement dans la couche elle-même. Chaque cellule nerveuse possède un prolongement protoplasmatique plus volumineux que les autres; celui-ci pénètre dans un glomérule olfactif, et s'y termine librement par une arborisation complexe.

Entre les éléments nerveux de la couche grise du bulbe on trouve encore un grand nombre d'éléments connectifs, ou cellules de neuroglie, analogues à celles que nous avons représentées dans les FIG. **24** et **25**. Nous n'avons jamais vu les prolongements de ces cellules se mettre en contact intime avec les parois des capillaires, comme l'affirme GOLGI.

Nous avons rendu aussi exactement que possible dans les FIG. **26** et **27**, deux formes de cellules que nous avons rencontrées assez fréquemment dans la couche moyenne. Les unes, FIG. **26**, sont situées tout près de la couche des fibrilles olfactives, les autres, FIG. **27**, envoyent leurs prolongements internes à travers la rangée des cellules mitrales, jusque dans les régions externes de la substance blanche. Ces cellules riches en prolongements protoplasmatiques, sont dépourvues de prolongement cylindraxil. Nous ignorons quelle peut en être la nature.

Nous avons observé dans la couche moyenne du bulbe olfactif du chien des cellules nerveuses spéciales, qui n'y ont pas encore été signalées et que nous n'avons pu retrouver ni dans le bulbe du chat, ni dans celui du rat ou de la souris. Ce sont des cellules à corps irrégulier, pourvu d'un petit nombre de prolongements protoplasmatiques se terminant librement dans cette couche, et d'un prolongement cylindraxil. A une petite distance du corps cellulaire, celui-ci subit des divisions répétées et presque toujours à angle droit, de façon à donner naissance à un plexus assez compliqué; il finit donc par perdre complétement son individualité. Il en résulte que ces cellules ne sont pas en rapport direct avec une fibre nerveuse. Elles ressemblent aux cellules à cylindre-axe court, que l'on trouve dans les cornes postérieures de la moelle, et aux grandes cellules nerveuses de la couche granuleuse du cervelet. On les désigne communément sous le nom de *cellules sensitives* de GOLGI. Dans les FIG. **30** et **31**, nous avons rendu aussi exactement que possible, deux de ces cellules nerveuses provenant de la couche moyenne du bulbe olfactif d'un chien de 9 jours.

Dans son dernier travail « Sur la structure de l'écorce cérébrale de

quelques mammifères » (1), Ramón y Cajal est tenté de les considérer comme des espèces de *cellules de coordination*. Nous ignorons si, dans le bulbe, on pourrait leur attribuer une pareille fonction.

## III.

### Couche de Substance blanche.

La couche interne du bulbe olfactif est de loin la plus épaisse. Elle s'étend depuis les grandes cellules mitrales jusqu'à la cavité centrale du bulbe. Elle est formée par des éléments de nature très diverse, que l'on peut ranger en trois groupes :

1° Les cellules épithéliales ou cellules épendymaires qui tapissent la cavité centrale.

2° Les fibres nerveuses qui forment la plus grande partie de la substance blanche.

3° Les éléments cellulaires éparpillés par groupes entre les faisceaux de fibres nerveuses, et que l'on désigne communément sous le nom de *grains*.

Nous allons décrire successivement ces trois groupes d'éléments.

### A. *Cellules épithéliales ou épendymaires.*

La cavité centrale qui existe dans le bulbe olfactif de la plupart des mammifères est tapissée par un épithélium cylindrique. Le prolongement externe des cellules de cet épithélium, d'après les observations anciennes de Clarke, Owsiannikow et Walter, s'étend plus ou moins loin dans la substance même du bulbe pour s'y continuer avec les prolongements des cellules connectives. La méthode de Golgi a révélé la véritable disposition de ces cellules épithéliales.

Comme les cellules épendymaires du canal central de la moelle embryonnaire, de l'aqueduc de Sylvius, des ventricules du cerveau, en un mot de toute la cavité centrale de l'axe cérébro-spinal, ce sont des cellules bipolaires présentant un prolongement interne court et épais, s'étendant jusqu'à la surface libre du ventricule, et un prolongement périphérique beaucoup plus long, que nous avons pu poursuivre dans le bulbe de chats nouveau-nés jusque dans la couche des fibres olfactives, Pl. III. Ce dernier prolongement

(1) La Cellule, t. VII, 1r fascicule, 1891.

épais et irrégulier dans sa partie interne, y est comme hérissé d'un nombre considérable de petits appendices courts et grêles qui lui donnent un aspect épineux. Dans sa partie périphérique il devient beaucoup plus régulier, souvent quelque peu moniliforme. Ramón y Cajal le fait finir en pointe. Chez le chat, nous l'avons toujours vu finir soit dans les zones externes de la substance blanche, soit entre les cellules mitrales, soit même entre les éléments de la couche grise par une touffe assez épaisse de branches, terminées chacune par une nodosité, Pl. III.

### B. *Les fibres nerveuses.*

Les fibres nerveuses forment la plus grande partie de la substance blanche. Elles sont particulièrement abondantes dans la zone moyenne où, sur des coupes antéro-postérieures, elles ont une direction longitudinale. Elles n'existent pas du tout dans la zone assez épaisse qui entoure le canal central, et elles sont peu abondantes dans les parties immédiatement voisines des cellules mitrales. Leur trajet est assez irrégulier; elles présentent sur leur parcours de nombreuses varicosités. Les fibres épaisses prédominent dans la zone moyenne de la substance blanche. Ces fibres, aussi bien que les fibres grêles, ne sont pour la plupart que le prolongement cylindraxil des cellules mitrales et de toutes les cellules nerveuses, grandes et petites, que l'on trouve dans la couche de substance grise.

Nous l'avons déjà dit ,de la partie du cylindre-axe qui avoisine la cellule mitrale naissent des branches collatérales longues et grêles, qui présentent toutes la direction antéro-postérieure, fig. **7**, **11**, **12**, et courent entre les amas de grains de la substance blanche en s'y terminant librement. Ces nombreuses collatérales *horizontales* du cylindre-axe des cellules nerveuses de la couche grise, en s'entremêlant aux ramifications du prolongement cylindraxil de certaines cellules de la substance blanche et aux ramifications terminales des collatérales *descendantes*, dont nous parlerons bientôt, donnent naissance à un plexus assez serré dans le tiers externe environ de la substance blanche,

Pendant leur course horizontale les fibres nerveuses de la substance blanche émettent encore de nombreuses collatérales. Parmi celles-ci, les unes sont courtes, grêles et horizontales; les autres, longues et épaisses, ont une direction perpendiculaire aux premières, et vont se ramifier et se terminer à une distance très grande de la fibre d'origine. Nous avons étudié la disposition et la terminaison de ces collatérales avec une extrême facilité

sur des coupes transversales du bulbe olfactif d'un chat de deux jours, où il n'y avait, pour ainsi dire, que les fibres nerveuses avec leurs collatérales qui fussent colorées.

Elles naissent de la fibre horizontale par un petit épaississement triangulaire, puis elles descendent verticalement et en bas, se divisent et se subdivisent pour se terminer librement soit entre les éléments de la substance blanche elle-même, soit entre les cellules mitrales, soit même dans les parties les plus internes de la couche moyenne. Ces collatérales *descendantes*, comme on pourrait les appeler, n'ont pas encore été signalées jusqu'ici.

Ramón y Cajal ne mentionne et ne figure que les collatérales horizontales, provenant du cylindre-axe dans la partie qui avoisine la cellule mitrale. Golgi met même leur existence en doute, au moins pour les cellules mitrales supérieures. Par contre, il admet que la plupart des fibres nerveuses de la substance blanche se divisent plusieurs fois, et se terminent librement dans la substance grise, voire même dans les glomérules.

Dans la figure qui accompagne son travail, il dessine un grand nombre de ces fibres nerveuses, se terminant dans les glomérules par des ramifications multiples. Là, elles rencontrent le réseau formé par les ramifactions terminales des fibrilles olfactives. Sans vouloir se prononcer sur la nature du rapport, continuité ou contact, qui existe dans le glomérule entre ces deux espèces de ramifications, Golgi admet qu'elles forment une voie *directe* par laquelle l'excitation périphérique est transmise de la cellule olfactive jusqu'au cerveau.

Nous n'avons jamais rencontré dans nos préparations des fibres nerveuses de la substance blanche se terminant librement dans la substance grise. Chaque fois que nous avons pu poursuivre une fibre de la substance blanche jusque dans la couche moyenne, nous avons toujours trouvé qu'elle était le prolongement cylindraxil d'une cellule nerveuse. La découverte des collatérales *descendantes* qui vont se terminer dans la substance grise nous porte à croire que Golgi a pris celles-ci pour des fibres nerveuses.

La confusion avec une fibre nerveuse est d'autant plus facile que les collatérales descendantes sont souvent très épaisses. Nous avons représenté dans la fig. **47** un certain nombre de ces collatérales. Elles naissent aussi bien des fibres les plus voisines des cellules mitrales que des fibres les plus profondes du bulbe.

Outre les fibres nerveuses qui ne sont que le prolongement des cellules nerveuses de la couche mitrale, Ramón y Cajal admet encore l'existence de

fibres nerveuses venant du cerveau, abondantes surtout dans les zones centrales et se résolvant à différents endroits du bulbe en une élégante arborisation très étendue, dont les rameaux secondaires se perdent en grand nombre entre les faisceaux de fibres nerveuses et les amas de grains, tandis que quelques-uns pénètrent jusqu'au delà de la rangée de cellules mitrales. Malheureusement, Ramón y Cajal ne représente ces fibres nerveuses dans aucune de ses figures. Dans les nombreuses préparations de bulbe que nous avons étudiées, nous ne les avons jamais rencontrées, et, comme le savant professeur de Barcelone ne signale pas les collatérales descendantes, nous sommes assez portés à admettre que ces fibres à terminaison libre ne sont que des collatérales descendantes, particulièrement épaisses et analogues à quelques-unes des collatérales réprésentées dans notre fig. **47**.

Le prolongement cylindraxil des cellules mitrales et de toutes les cellules nerveuses de la couche moyenne se comporte donc comme celui de toute cellule nerveuse à cylindre-axe long, et notamment comme les fibres nerveuses de la substance blanche de la moelle, c'est-à-dire que, sur tout son trajet, il émet des collatérales qui finissent librement par des ramifications terminales.

### *C. Les grains.*

Les fibres nerveuses et leurs nombreuses collatérales horizontales, dans leur trajet ondulé et à direction antéro-postérieure, laissent entre elles des espaces ovalaires occupés par des amas d'éléments cellulaires, connus depuis longtemps et désignés généralement sous le nom de *grains*. Ce nom leur a été donné à cause de leur ressemblance, surtout sur des coupes colorées au carmin, avec les éléments de la couche granuleuse du cervelet.

Clarke, Owsiannikow et Walter prenaient pour des cellules nerveuses bipolaires tous les éléments disséminés dans la substance blanche. Walter prétend les avoir vus en connexion immédiate, à la fois avec les prolongements des grandes cellules nerveuses multipolaires et avec les fibres nerveuses provenant du tractus. Henle les appelle simplement *granules*. Meynert leur attribue une nature manifestement nerveuse; il les compare aux grains de la rétine, à ceux de la couche granuleuse du cervelet et aux éléments de la quatrième couche de l'écorce cérébrale. Telle est aussi l'idée de Schwalbe.

Golgi les considère comme étant probablement de nature nerveuse. Il les figure comme de petites cellules à corps triangulaire, pourvu d'un prolongement protoplasmatique périphérique assez long, se continuant avec le sommet externe de la cellule et de quelques prolongements, plus grêles

et plus courts, nés de la base et se terminant librement dans la substanc blanche. Il lui semble avoir vu quelques rares fois un prolongement cylin draxil dont les branches collatérales et terminales allaient se joindre au faisceaux de fibres nerveuses. Outre ces petites cellules, Golgi décrit encor comme éléments de la substance blanche des cellules beaucoup plus volu mineuses et beaucoup plus rares, cellules multipolaires, dont les prolonge ments protoplasmatiques rayonnent dans tous les sens; tandis que l prolongement cylindraxil se dirige vers le centre du bulbe, en émettant de branches collatérales qui s'unissent aux faisceaux de fibres horizontales.

Ramón y Cajal distingue aussi deux sortes de cellules : les *grains* et le *cellules étoilées*. Ces deux espèces d'éléments correspondent, sans aucu doute, aux petites cellules nerveuses vues et décrites par Golgi. Mais l description donnée par Ramón y Cajal est beaucoup plus conforme à l réalité que celle du professeur de Pavie.

1° *Grains.*

Les grains sont des éléménts triangulaires à base interne et à somm externe. Le sommet se continue en un prolongement protoplasmatique pé phérique toujours unique, fig. **32**, **33** et **35**. Il descend verticalement en ba traverse la zone des cellules mitrales, pour se diviser et se subdiviser dans partie interne de la substance grise et s'y terminer librement par un gra nombre de branches divergentes. Celles-ci se mêlent aux branches des él ments voisins et aux prolongements protoplasmatiques des cellules mitrale donnant ainsi naissance à un treillis inextricable.

Les ramifications terminales ont des caractères tout particuliers. Ell sont hérissées sur toute leur longueur d'un nombre considérable de petit branches collatérales, courtes et raides, qui donnent à ces branches un aspe épineux tout à fait caractéristique. Il rappelle celui des prolongements pé phériques des cellules pyramidales de la couche corticale grise du cervea que Ramón y Cajal vient de décrire (1).

Les prolongements qui naissent de la base sont ordinairement nombre de 3 ou 4 et très grêles. Ils montent en dedans et se termine librement après un trajet quelque peu tortueux. Ils sont souvent aussi hér sés de petites épines collatérales, comme le prolongement périphériqu

D'après Ramón y Cajal, le prolongement périphérique des grains de substance blanche se termine toujours de la même façon dans la zo

(1) Ramón y Cajal : *Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères;* La C lule, t. VII, fasc. 1, 1891.

interne de la couche grise, quelle que soit la place occupée par les grains. Dans le bulbe du chien, où ces grains existent en nombre considérable et se réduisent avec une extrême facilité, nous avons vu ce prolongement périphérique se terminer fréquemment dans la substance blanche elle-même et dans la zone des cellules mitrales.

A ces grains de forme triangulaire on trouve mélangés en nombre considérable des éléments bipolaires, dont le corps cellulaire, fusiforme, est pourvu d'un prolongement central et d'un prolongement périphérique, FIG. **34**. Celui-ci se comporte comme le prolongement correspondant des grains triangulaires, c'est-à-dire qu'il porte à son extrémité une touffe de branches terminales, souvent épineuses. Le prolongement central, long et gros, se dirige en dedans et se termine librement dans la substance blanche, à une distance souvent très considérable de la cellule d'origine.

Ces deux espèces de grains sont dépourvus de prolongement cylindraxil. Néanmoins, RAMÓN Y CAJAL les considère comme des éléments nerveux. A ses yeux, la nature spéciale d'une cellule des centres doit se déterminer en tenant compte plutôt de ses connexions que de ses caractères morphologiques. La caractéristique d'un prolongement cylindraxil, dit-il, c'est, outre sa grande longueur, le pouvoir de s'arboriser constamment, après un trajet plus ou moins long, à l'entour de certains éléments. Comme le prolongement périphérique des grains se termine toujours, d'après lui, dans la moitié interne de la couche grise où il arrive en contact intime avec les prolongements protoplasmatiques des cellules mitrales, il admet que ce prolongement périphérique réprésente ici le prolongement fonctionnel.

Mais, nous venons de le voir, le prolongement périphérique des grains peut aussi se terminer à un point quelconque de la substance blanche. Là, cependant, il ne peut être en contact qu'avec les collatérales des fibres nerveuses (prolongements cylindraxils des cellules mitrales), ou avec les prolongements analogues de grains voisins.

D'ailleurs, nous ne voyons pas pourquoi on attribuerait à ce prolongement périphérique une valeur spéciale. C'est un prolongement protoplasmatique, identique à ceux qui naissent de la base et, comme tout prolongement protoplasmatique, il intervient dans les fonctions de l'élément nerveux au même degré que le corps cellulaire lui-même.

La question de savoir si ces grains représentent de véritables cellules nerveuses est très difficile à résoudre. L'absence de prolongement cylindraxil semble parler contre une telle façon de voir. Du moment que, à

l'exemple de Ramón y Cajal, on est disposé à ne tenir aucun compte de la présence ou de l'absence d'un prolongement nerveux pour déterminer la nature spéciale d'un élément des centres, on perd par le fait même tout motif pour ne pas considérer comme étant de nature nerveuse non seulement les cellules épendymaires qui, elles aussi, ont un prolongement périphérique se terminant par une touffe de branches aux différents niveaux du bulbe, mais encore un grand nombre de cellules de neuroglie, riches également en prolongements protoplasmatiques longs et ramifiés.

2° *Cellules étoilées.*

Ces éléments ont été décrits pour la première fois par Ramón y Cajal. Nous les avons retrouvés dans le bulbe du chat et du chien, à tous les niveaux de la substance blanche. Ils ont le corps irrégulier et pourvu d'un grand nombre de prolongements protoplasmatiques, longs et grêles, qui se divisent et se terminent librement dans la substance blanche. Le prolongement cylindraxil naît le plus souvent d'une des faces latérales, descend verticalement en bas jusqu'au niveau de la zone des cellules mitrales, pénètre dans la couche grise, où il se divise et se subdivise un nombre considérable de fois, de façon à donner un plexus assez étendu. Certaines ramifications du prolongement cylindraxil se terminent aussi dans la substance blanche.

Ces cellules semblent se réduire plus facilement dans le bulbe du chien que dans celui du chat. Nous avons représenté dans les fig. **36** et **37** deux cellules étoilées du chat; dans les fig. **38**, **39** et **40** nous avons reproduit quelques-uns des mêmes éléments provenant d'un bulbe de chien. Nous pensons que ces cellules ne correspondent pas aux grandes cellules nerveuses décrites par Golgi, ainsi que le croit Ramón y Cajal; selon nous, elles correspondent plutôt aux petites cellules nerveuses, dans lesquelles Golgi a cru voir parfois un prolongement cylindraxil.

Il arrive assez souvent que la réduction ne se fait que sur le prolongement cylindraxil. On trouve alors dans les préparations une fibre nerveuse venant de la substance blanche, qui traverse la zone des cellules mitrales et vient se ramifier librement et abondamment dans la couche grise. Nous avons dessiné une de ces fibres dans la fig. **41**. La comparaison de ces fibres avec le prolongement cylindraxil des cellules étoilées, dont nous parlons, lève toute incertitude sur leur véritable signification. Sans aucun doute, Golgi a pris également ces éléments pour des ramifications terminales de fibres de la substance blanche.

Outre ces grains et ces cellules étoilées, nous avons aussi trouvé dans la substance blanche du bulbe d'autres éléments qui ne rentrent pas dans ces deux catégories.

Ce sont d'abord de *grandes cellules nerveuses*, à corps volumineux et excessivement riche en prolongements protoplasmatiques qui rayonnent dans toutes les directions, tantôt grêles et à contours réguliers comme la cellule rendue dans la FIG. **46**, tantôt épais, à contours irréguliers et couverts de petites branches épineuses, comme dans la FIG. **45**. Ces cellules se trouvent de préférence dans la zone voisine des cellules mitrales, de telle sorte que leurs prolongements externes passent entre ces cellules et se terminent dans la substance grise. Nous n'avons pas trouvé à ces cellules de prolongement cylindraxil. Nous croyons pourtant qu'il s'agit là d'éléments nerveux, car ces cellules n'offrent absolument pas les caractères de cellules de neuroglie. Le prolongement cylindraxil manque-t-il en réalité, ou bien, n'était-il pas réduit dans nos préparations, ou bien encore le prolongement descendant de la FIG. **45** est-il le prolongement nerveux? Nous ne saurions le dire. A côté de ces cellules on trouve d'autres éléments analogues à ceux de nos FIG. **42** et **43**, qui occupent aussi les régions voisines des cellules mitrales, dont les prolongements protoplasmatiques rayonnent, pour ainsi dire, tous vers la surface du bulbe et qui présentent du côté interne un prolongement cylindraxil dirigé en dedans. Malheureusement nous n'avons pu poursuivre ce dernier sur une longueur suffisante pour savoir s'il se terminait librement dans la substance blanche, ou bien, ce qui nous semblait plus probable, s'il allait se continuer avec une fibre du tractus olfactif. Ces éléments n'étaient sans aucun doute pas réduits dans les préparations de RAMÓN Y CAJAL. Nous croyons qu'ils correspondent aux grandes cellules nerveuses décrites par GOLGI. Mais nous n'avons pu vérifier si l'assertion du professeur de Pavie était conforme à la réalité, c'est-à-dire si leur prolongement cylindraxil donnait des branches collatérales et des branches terminales qui prennent part à la formation des faisceaux nerveux, ainsi que le montrent deux de ces cellules représentées dans la figure qui accompagne le travail de GOLGI.

En dehors de tous ces divers éléments, dont un grand nombre doivent être considérés comme de nature manifestement nerveuse, on trouve encore dans la substance blanche du bulbe de nombreuses cellules de neuroglie. Ces cellules peuvent se présenter sous deux formes bien distinctes :

Ou bien ce sont de petites cellules, de forme très irrégulière, couvertes d'un grand nombre de prolongements courts et grêles, comparables aux

éléments de neuroglie de toute substance blanche de l'axe cérébro-spinal. Les FIG. **51** et **52** représentent deux de ces éléments. Ils ont été décrits par GOLGI. Mais, contrairement à l'assertion de ce savant, nous ne les avons jamais vus en rapport avec les parois des capillaires.

Ou bien ce sont des éléments d'une forme beaucoup plus complexe. Ils présentent un corps plus ou moins ovalaire, hérissé d'un grand nombre de petits prolongements, courts, grêles et souvent moniliformes, se continuant avec un prolongement périphérique long et épais souvent couvert d'épines. Ce prolongement traverse toute l'épaisseur de la substance blanche et, arrivé dans la zone des cellules mitrales ou un peu au-delà, il se divise en un grand nombre de branches. Celles-ci peuvent se terminer dans la partie interne de la substance grise, FIG. **49**, *d*, mais elles peuvent aussi traverser toute la couche moyenne du bulbe et atteindre la couche des fibrilles olfactives, FIG. **49**, *a*, *b*, *c*, et PL. III. Ces branches terminales finissent communément par une nodosité plus ou moins volumineuse. Ces éléments sont de nature manifestement neuroglique. Ce sont, sans aucun doute, des cellules épendymaires qui se sont déplacées dans le cours du développement et dont le prolongement interne s'est atrophié, ainsi que cela a été observé et décrit pour certaines cellules de neuroglie de la moelle par LACHI (1), RAMÓN Y CAJAL et LENHOSSEK (2).

Quelquefois le prolongement périphérique semble s'être atrophié aussi; on trouve alors dans la substance blanche du bulbe des cellules de neuroglie analogue à celle de notre FIG. **50**.

Notons encore, avant de finir, que, dans les couches les plus externes de la substance blanche, il n'est pas rare non plus de rencontrer par ci par là une véritable cellule mitrale à prolongement cylindraxil interne et à prolongements protoplasmatiques externes se comportant absolument comme ceux de la couche moyenne : preuve évidente que la division du bulbe, même en trois couches seulement, est encore quelque peu artificielle, PL. III.

Avant l'application de la méthode de GOLGI, tous ces éléments si divers de la substance blanche du bulbe étaient désignés sous le nom de *grains*. Entremêlés par groupes aux fibres nerveuses et aux nombreuses ramifications collatérales, elles donnent à la substance blanche du bulbe, sur des préparations où la réduction est complète, une structure en apparence excessivement compliquée, PL. III.

(1) LACHI : *Contributo alla Istogenesi della neuroglia nel midollo spinale del pollo*; *Pise*, 1890.

(2) LENHOSSEK : *Zur Kenntniss der ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo*; Archiv *f.* Anat. und Phys., Anat. Abth., 1890.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

De cette étude de la structure interne du bulbe olfactif, nous pouvons tirer deux séries de conclusions.

### I.

Au point de vue *morphologique*.

On peut distinguer dans le bulbe, pour la facilité de la description, trois couches assez nettes.

1° Une couche de fibrilles olfactives. Ce sont les prolongements cylindraxils des cellules bipolaires de la muqueuse, qui vont se terminer *librement* soit directement, soit après s'être bifurqués dans les glomérules.

2° Une couche de cellules nerveuses volumineuses, dont le prolongement cylindraxil va devenir une fibre nerveuse de la substance blanche, et dont les prolongements protoplasmatiques se terminent : les *horizontaux*, librement dans la couche moyenne elle-même, le *descendant*, par une arborisation complexe et libre dans un glomérule olfactif.

A la limite externe de cette couche, on trouve une rangée irrégulière de glomérules. Les ramifications terminales des fibrilles olfactives et celles du prolongement descendant des cellules mitrales sont les seuls éléments essentiels qui semblent entrer dans leur constitution.

3° Une couche de substance blanche riche en fibres nerveuses, qui sont les prolongements cylindraxils des cellules mitrales. Peut-être que quelques-unes d'entre elles représentent aussi le prolongement cylindraxil de cellules nerveuses spéciales, situées dans la zone externe de la substance blanche.

Toutes ces fibres nerveuses émettent de nombreuses collatérales dont les unes, *horizontales*, se terminent dans la couche elle-même, et dont les autres, *descendantes*, se ramifient entre les cellules mitrales et dans la zone interne de la substance grise.

Cette couche est riche aussi en éléments que l'on a toujours désignés sous le nom de *grains* et qui sont de nature très diverse. Ce sont :

*a*) Des cellules dont la nature nerveuse est incontestable : elles sont pourvues d'un prolongement cylindraxil. Celui-ci est, ou bien *périphérique*, et se termine alors dans la substance grise; ou bien *central*, et se continue probablement avec une fibre nerveuse du tractus.

*b*) Des cellules dont la nature nerveuse est douteuse, parce qu'elles sont dépourvues de prolongement cylindraxil. Les unes, triangulaires ou ovalaires, possèdent un prolongement périphérique long et épais se terminant par des branches épineuses dans la zone interne de la substance grise, et un ou plusieurs petits prolongements dirigés du côté du centre. Chez les autres les prolongements protoplasmatiques, excessivement nombreux et presque tous de même longueur, rayonnent dans toutes les directions.

*c*) Enfin des cellules de neuroglie, dont les unes sont, sans aucun doute, des cellules épendymaires modifiées ou atrophiées dans leur partie interne, tandis que les autres possèdent les caractères des cellules de neuroglie ordinaires.

## II.

Au point de vue *physiologique* ou *fonctionnel*.

1° Les fibrilles olfactives ne venant en contact qu'avec les prolongements protoplasmatiques descendants des cellules mitrales, la transmission nerveuse de la fibrille olfactive au cerveau ne peut se faire que par l'intervention directe des cellules mitrales.

2° Les cellules mitrales sont donc les véritables cellules olfactives du bulbe. Loin d'être, comme Golgi le croit, une voie de transmission accessoire, elles forment l'unique route par laquelle l'ébranlement nerveux d'une fibrille olfactive peut être sûrement conduit jusqu'au cerveau.

3° L'absence d'anastomoses entre les ramifications terminales des fibrilles olfactives et les ramifications du prolongement descendant des cellules mitrales, entraîne comme conséquence naturelle cette conclusion : la transmission nerveuse se fait non par contiguité, mais par contact.

Dans son dernier travail sur « Le réseau nerveux diffus et sa signification physiologique », Golgi relève le sens conventionnel qu'il a toujours attribué à l'expression *réseau*, dans ses travaux antérieurs. Il admet maintenant avec His, Forel, Ramón y Cajal, Kölliker et l'un de nous que, dans l'état actuel de la science, il n'est pas nécessaire de recourir à un réseau *continu* pour expliquer les phénomènes physiologiques. Le simple contact entre les fibrilles collatérales et terminales et les cellules nerveuses étant largement suffisant.

4° Le prolongement descendant de la cellule mitrale est un prolongement *protoplasmatique*. Il est manifeste que ce prolongement transmet l'ébranlement nerveux de la fibrille olfactive jusqu'au corps de la cellule

mitrale. Nous devons donc admettre que les prolongements protoplasmatiques des cellules nerveuses ne peuvent pas être considérés exclusivement comme des organes de nutrition, destinés à se mettre en rapport avec les parois des capillaires et les prolongements des cellules de neuroglie, et à former ainsi les voies par lesquelles le plasma nutritif peut aller des capillaires aux cellules nerveuses. Cette thèse, soutenue depuis longtemps par Golgi, et encore admise tout récemment par un de ses élèves, Luigi Sala(1), a été combattue par Ramón y Cajal. De ce qui se passe dans le bulbe olfactif, nous déduisons, avec le professeur de Barcelone, cette conclusion importante : les prolongements protoplasmatiques des cellules nerveuses sont de nature nerveuse, aussi bien que le corps cellulaire et que le prolongement cylindraxil et, comme ces derniers, il intervient dans toutes les fonctions de l'élément nerveux.

On peut aussi faire valoir en faveur de cette opinion le fait suivant : dans quelques cellules mitrales, le prolongement cylindraxil naît d'un prolongement protoplasmatique à une certaine distance du corps cellulaire. Dans ces cas personne ne contestera que la partie du prolongement protoplasmatique comprise entre le prolongement nerveux et le corps cellulaire n'intervienne dans la fonction de conduction. Et cependant cette partie a la même structure que le reste du prolongement protoplasmatique.

5° Un grand nombre de fibrilles olfactives se terminent dans le même glomérule. Si ce glomérule ne reçoit le prolongement descendant que d'une seule mitrale, comme c'est le cas chez le chat, le rat et la souris, il s'ensuit que plusieurs cellules bipolaires de la muqueuse peuvent transmettre l'ébranlement nerveux à la même cellule.

6° Les fibrilles olfactives se bifurquent quelquefois de façon à être en rapport avec plusieurs glomérules, et de plus, chez le chien, chaque glomérule reçoit le prolongement descendant de plusieurs cellules mitrales, il s'ensuit qu'une même cellule bipolaire de la muqueuse peut transmettre l'ébranlement nerveux à plusieurs cellules mitrales.

7° L'ébranlement nerveux transmis par contact aux cellules mitrales est conduit au cerveau par le prolongement cylindraxil.

8° Cette voie de transmission des impressions olfactives par les cellules bipolaires de la muqueuse, les fibrilles olfactives, le prolongement des-

(1) Luigi Sala : *Zur feineren Anatomie des grossen Seepferdefusses*; Zeitschr. f. wiss. zool., Bd 52, Hft. 1, 1891.

cendant des cellules mitrales, les cellules mitrales elles-mêmes et leur prolongement cylindraxil, est la seule qui soit établie d'une façon définitive.

9. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons dire quel est le rôle que, dans le mécanisme de l'olfaction, il faut attribuer aux nombreuses collatérales du prolongement cylindraxil des cellules mitrales, et aux différents éléments désignés sous le nom de *grains* de la substance blanche.

# EXPLICATION DES FIGURES.

## PLANCHE I.

FIG. **1**. Cellules bipolaires de la muqueuse olfactive d'un rat âgé de quelques jours.

FIG. **2**. Fibrilles olfactives du chat se bifurquant dès leur entrée dans le bulbe.

FIG. **3**. Fibrilles analogues : les deux branches de bifurcation se terminent dans le même glomurule.

FIG. **4**. Fibrilles olfactives du chat : *a*, fibrille indivise se terminant librement dans un glomérule; *b*, fibrilles dont les deux branches de bifurcation se rendent à des glomérules différents.

FIG. **5** et **6**. Bifurcation d'une fibrille olfactive; la branche de droite se bifurque à son tour, de sorte qu'une seule cellule olfactive donne trois branches qui se rendent à des glomérules différents.

FIG. **7**. Cellule de neuroglie entremêlée aux faisceaux de fibrilles olfactives dans la couche superficielle du bulbe du chat.

FIG. **8**, **9**, **10**, **11** et **12**. Cellules mitrales du bulbe du chat : *a*, collatérales horizontales du prolongement cylindraxil; *b*, prolongements protoplasmatiques horizontaux; *c*, prolongement protoplasmatique descendant; *d*, ramifications terminales dans un glomérule du prolongement descendant.

Dans les FIG. **8** et **12** le prolongement cylindraxil naît directement du sommet interne de la cellule mitrale; dans la FIG. **11**, il naît de ce sommet au milieu de plusieurs prolongements protoplasmatiques internes; le prolongement cylindraxil de la FIG. **9** provient d'un prolongement protoplasmatique horizontal, tandis que dans la FIG. **10**, le sommet interne de la cellule se continue avec un prolongement protoplasmatique épais, qui à une distance assez grande du corps cellulaire se recourbe et rentre dans la substance grise avec un certain nombre de branches latérales. Au moment où il se recourbe il donne naissance au prolongement cylindraxil.

FIG. **13** et **13''**. Petites cellules entremêlées aux cellules mitrales du bulbe du chat.

FIG. **13'**. Cellule de neuroglie envoyant ses prolongements dans la zone des cellules mitrales.

FIG. **14** à **20**. Terminaison des fibrilles olfactives dans les glomérules; FIG. **14** à **19** dans le bulbe du chat; FIG. **20** dans le bulbe du chien.

FIG. **21** et **22**. Glomérules olfactifs du bulbe du chien adulte dans lesquels se terminent librement le prolongement descendant de plusieurs cellules mitrales.

FIG. **23**. Petites cellules placées à la surface des glomérules.

FIG. **24** et **25**. Cellules de neuroglie de la couche de substance grise.

FIG. **26**. Cellule spéciale riche en prolongements protoplasmatiques de la région externe de la couche moyenne du bulbe du chat.

FIG. **27**. Cellule spéciale riche en prolongements protoplasmatiques placée dans le voisinage des cellules mitrales *cm*, dans le bulbe du chat, et envoyant ses prolongements internes jusque dans la substance blanche.

FIG. **28** et **29**. Ramifications terminales du prolongement descendant de deux cellules mitrales du bulbe d'un chien de 9 jours.

FIG. **30** et **31**. Deux cellules nerveuses à cylindre-axe court (*cellules sensitives* de Golgi) de la couche moyenne du bulbe d'un chien de 9 jours.

FIG. **32** à **35**. Différentes formes de *grains* de la substance blanche du bulbe du chien.

## PLANCHE II.

FIG. **36** et **37**. Deux cellules nerveuses étoilées de la substance blanche d'un bulbe de chat. Le prolongement cylindraxil traverse la zone des cellules mitrales pour se terminer dans les parties internes de la couche moyenne.

FIG. **38**, **39** et **40**. Cellules nerveuses étoilées de la substance blanche d'un bulbe de chien.

FIG. **41**. Prolongement cylindraxil d'une cellule nerveuse étoilée du bulbe de chien. La cellule n'a pas été réduite. Le prolongement cylindraxil arrivé en dehors de la rangée des cellules mitrales se divise et se subdivise un grand nombre de fois occupant, par ses ramifications terminales, une grande partie de la couche moyenne.

FIG. **42**, **43** et **44**. Grandes cellules nerveuses de la substance blanche du bulbe de chat situées dans le voisinage des cellules mitrales. Du côté interne naît un prolongement cylindraxil dont nous ignorons la destination ultérieure.

FIG. **45** et **46**. Grandes cellules nerveuses de la substance blanche du bulbe de chat situées dans le voisinage des cellules mitrales, riches en prolongements protoplasmatiques, mais dépourvues de prolongement cylindraxil.

FIG. **47**. Nous avons réuni dans cette figure un grand nombre de collatérales *descendantes* des fibres nerveuses de la substance blanche, provenant de coupes transversales d'un bulbe de chat. Ces collatérales descendent, se ramifient en partie dans la substance blanche, traversent la rangée de cellules mitrales pour se terminer dans la substance grise.

FIG. **48**. Petite cellule de neuroglie placée tout près de la rangée des cellules mitrales.

FIG, **49**. Différents prolongements périphériques de cellules épendymaires qui ont perdu toute relation avec la cavité centrale et dont le corps cellulaire *d* peut occuper toutes les régions de la substance blanche. Les branches terminales arrivent ou bien un peu au-delà des cellules mitrales, *d* et *e*, ou bien jusqu'à la couche des fibrilles olfactives, *a*, *b* et *c*.

FIG. **50**. Cellule épendymaire après atrophie de son prolongement central et de son prolongement périphérique.

FIG. **51** et **52**. Deux cellules de neuroglie de la substance blanche du bulbe.

## PLANCHE III.

Coupe antéro-postérieure d'un bulbe de mammifère. Dans cette figure d'ensemble nous avons réuni des cellules prises sur des coupes différentes.

A. Couche des fibrilles olfactives.

B. Couche des cellules mitrales.

C. Couche de substance blanche.

A. La couche des fibrilles olfactives ne renferme que les faisceaux de ces fibrilles entremêlés à des cellules de neuroglie, *d*.

B. La couche des cellules mitrales est limitée en dedans par une rangée régulière de cellules volumineuses, *cm*, entremêlées à de petites cellules de neuroglie, *cn*. Les glomérules olfactifs, *gl*, la séparent de la couche superficielle.

Dans la partie moyenne de cette couche on trouve des cellules volumineuses à direction antéro-postérieure, *a*, et de petites cellules nerveuses placées dans le voisinage des glomérules, *b*; ces cellules se comportent comme les cellules mitrales, *cm*. Ce sont les *cellules empanachées moyennes*, *a*, et *cellules empanachées inférieures*, *b*, de Ramón y Cajal.

Nous avons dessiné une cellule de neuvroglie en *c*.

Dans cette même couche viennent se terminer les prolongements protoplasmatiques descendants d'un grand nombre de grains (à gauche de la figure), les prolongements descendants de cellules épendymaires déplacées, *e*, les prolongements protoplasmatiques horizontaux des cellules mitrales et les ramifications terminales du prolongement cylindraxil de petites cellules étoilées de la substance blanche, *g*.

C. La couche de substance blanche s'étend depuis les cellules mitrales jusqu'à la cavité ventriculaire : *ep*, cellules épendymaires; *e*, cellules épendymaires déplacées, ayant perdu toute relation avec la surface du ventricule par suite d'atrophie de leur prolongement interne; *h*, cellules de neuroglie; *f*, fibres nerveuses horizontales émettant des collatérales *horizontales*, *i*, et des collatérales descendantes, *k*; *g*, cellule étoilée riche en prolongements protoplasmatiques, son prolongement cylindraxil se termine dans la couche des cellules mitrales; *l*, *grains* de la substance blanche; *m*, cellules mitrales situées dans la substance blanche.

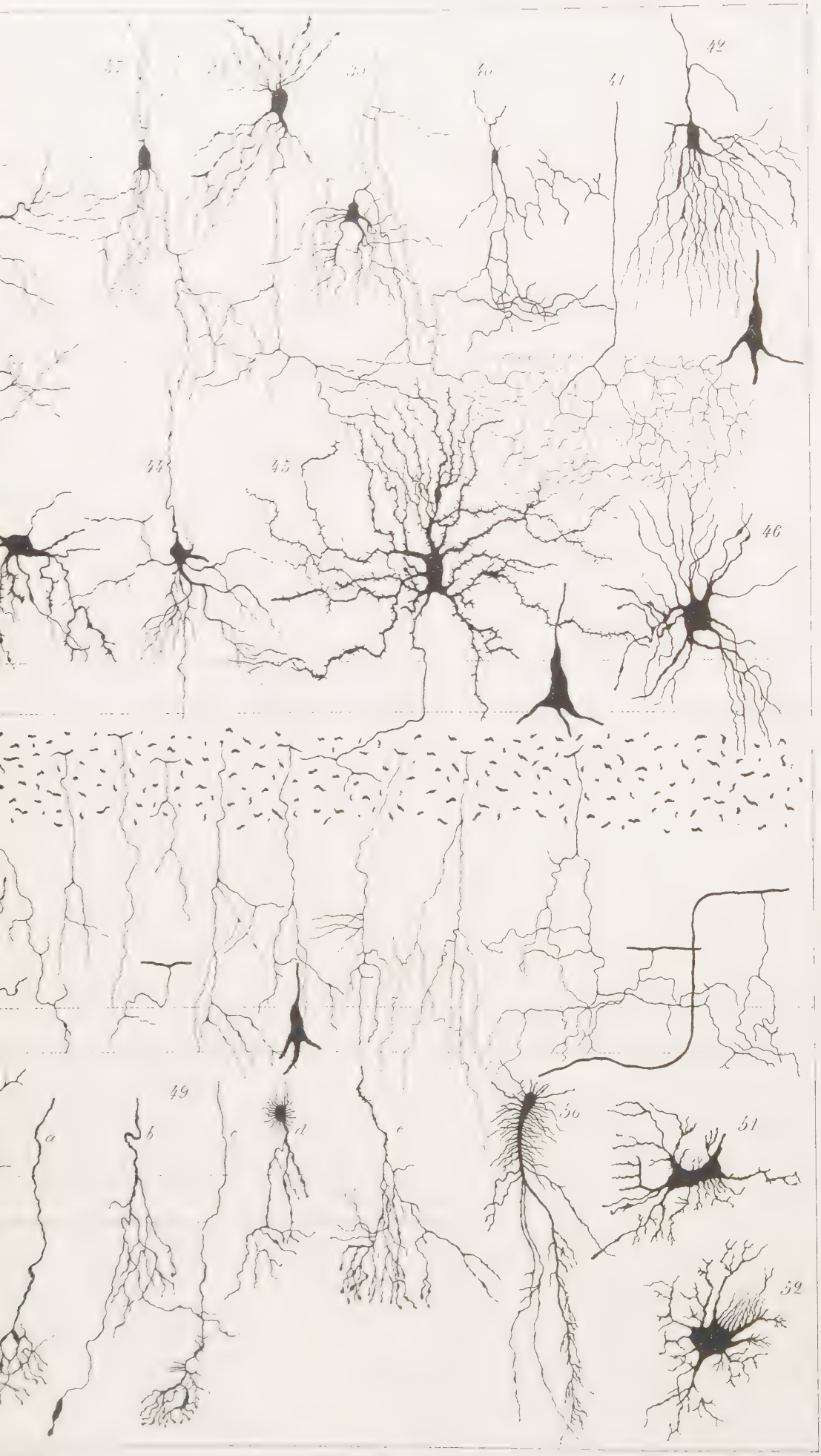
Planche I

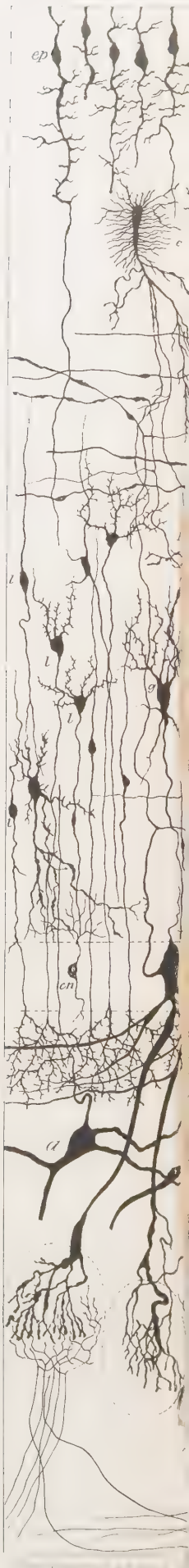
A Van Gehuchten, ad nat del

Lu

a
a
8
b
c
9
c
10
b
c
d
a
11
a
c
12
b
c
c
d
d
23
24
25
30
31
34

36
43
47
48


42
41
44
45
46
49
a
b
d
c
50
51
52


ep
c
cn
d

a
b
c
d
e
g
h
k
l
m
cn
cm
gl

# ÉTUDE BACTÉRIOLOGIQUE

SUR LES

# CYSTITES

PAR

Aimé MORELLE

DOCTEUR EN MÉDECINE

(*Mémoire déposé le* 30 *juin* 1891.)

(Travail fait au laboratoire d'anatomie pathologique et de pathologie expérimentale de l'Université catholique de Louvain.)

# ÉTUDE BACTÉRIOLOGIQUE SUR LES CYSTITES

## CHAPITRE I.

### Diverses espèces microbiennes rencontrées dans la cystite.

### § 1. HISTORIQUE (1).

Plusieurs travaux d'ensemble ont déjà été publiés sur la nature des microbes que l'on rencontre dans les cystites; mais, comme l'exposé historique qui suit le démontrera, l'accord est loin d'être établi, et sur des points importants, même capitaux, la divergence est complète.

Avant l'invention par Koch de sa méthode de culture sur gélatine, on en était réduit pour l'observation de ces organismes à l'examen microscopique. On savait bien que, dans l'inflammation de la vessie, on trouve dans les urines des organismes inférieurs de diverses formes : microcoques, diplocoques, staphylocoques, streptocoques et bâtonnets, et que ces organismes sont les agents de la décomposition ammoniacale; mais on n'avait de procédé commode ni pour les isoler, ni pour étudier leurs différentes propriétés, ni pour les comparer aux organismes que l'on rencontre dans d'autres produits pathologiques.

Le premier organisme qui fut reconnu et identifié fut celui de la tuberculose.

En 1886, Bumm (2) fit connaître les résultats auxquels il était arrivé, en faisant des cultures sur plaques avec les urines de huit accouchées en infection puerpérale et atteintes de cystite. Il obtint dans chacun des cas les colonies caractéristiques du *staphylococcus pyogenes aureus*.

(1) Dans cet historique nous ne tenons pas compte des observations isolées faites accidentellement sur la présence d'organismes dans les urines. Outre que la plupart portent uniquement sur l'aspect microscopique, les caractères des microbes y sont décrits d'une manière trop vague et trop peu complète pour qu'on puisse utiliser ces travaux.

(2) Bumm : *Zur Œtiologie der puerperalen Cystitis;* Verhandl d deutschen Gesellsch. f. Gynec. 1886.

Michaelis (1) arriva à des résultats semblables.

En 1887, Clado (2), élève de Guyon, annonça qu'il avait isolé d'un grand nombre d'urines pathologiques douze espèces de microbes, se distinguant les unes des autres par leur forme, la teinte de leurs colonies, leur action sur la gélatine au point de vue de la liquéfaction et, enfin, par la façon dont elles étaient impressionnées par le défaut d'oxygène.

Clado n'en décrit malheureusement qu'une seule espèce, un bâtonnet poussant facilement et rapidement sur la gélatine qu'il ne liquéfie jamais. Ce bâtonnet est virulent pour les souris, les lapins et les cobayes; il produit chez eux des inflammations des séreuses, et les tue par septicémie. A cause de ces propriétés pathogènes, Clado l'a appelé *bactérie septique de la vessie.*

La même année, Hallé (3) fit, à la Société anatomique de Paris, une communication au sujet d'un organisme qu'il avait découvert dans les urines d'un malade atteint de cystite à la suite de rétrécissement uréthral ancien. Lors de l'autopsie, il retrouva le même organisme, à l'état de pureté, dans les bassinets, les abcès miliaires qui criblaient les reins, dans le sang de l'aorte et des veines rénales et dans la pulpe de la rate. Cet organisme constitue un bacillle court, ovoïde, se présentant parfois sous la forme presque arrondie, plus souvent nettement ovoïde, pouvant varier de volume, mais conservant sa forme. Il se développe sans liquéfaction sur la gélatine-peptone, et est virulent pour les cobayes.

Hallé suppose que cet organisme joue un rôle important dans les accidents urinaires; mais, pour affirmer le fait, il était nécessaire de recueillir des observations plus nombreuses.

Hallé les fit en collaboration avec Albarran (4). Ces deux auteurs, qui sont, comme Clado, élèves de Guyon, examinèrent au microscope les urines de 50 malades dits urinaires, et purent constater dans 47 d'entre elles la présence du bâtonnet décrit par Hallé. Trente-cinq de ces cas furent étudiés par les divers procédés de culture. On constata quinze fois la présence du microbe à l'état de pureté; dans les vingt autres cas, il était associé à d'autres micro-organismes sur le nombre et la nature desquels les auteurs nous laissent dans l'ignorance.

---

(1) Michaelis : Deut. med. Woch., 1886, p. 492.

(2) Clado : *Étude sur une bactérie septique de la vessie.* Thèse de Paris, 1887.

(3) N. Hallé : *Recherches bactériologiques sur un cas de fièvre urineuse;* Bulletin de la Société anatomique, p. 610, 1887.

(4) Albarran et Hallé : *Sur une bactérie pyogène et sur son rôle dans l'infection urinaire.* — Académie de médecine de Paris. Séance du 21 août 1888.

Le bâtonnet en question, injecté dans les tissus, provoque la suppuration : d'où le nom de *bactérie pyogène*, qui lui fut donné par Albarran et Hallé.

Doyen (1) a isolé des urines de cystite et de pyélonéphrite une série de bactéries, qu'il a distinguées d'après leurs caractères propres et ceux de leurs cultures sur différents milieux nutritifs.

Elles sont au nombre de quatorze : dix bacilles et quatre microcoques.

1° Le *micrococcus albus urinae* (ressemblant beaucoup au staphyl. pyogen. albus).

2° Le *micrococcus urinae albus olearius* (très ressemblant au précédent).

3° » » *flavus* (se distinguant du précédent par la coloration jaune d'or).

4° » *urinae major* (présentant tous les caractères du staphyl. pyogen.).

5° Le *bacillus* » *claviformis*.

6° » » *fertilis*.

7° » » *major*.

8° » » *striatus*.

9° » » *mollis*.

10° » » *tenuis*.

11° » » *pellucidus*.

12° » » *diffluens*.

13° » » *aerobius*.

14° » » *liquefaciens*.

Les bacilles, à l'exception des deux premiers, qui sont moins virulents, déterminent parfois en cinq heures, presque toujours avant vingt-quatre heures, par injection dans le péritoine, la mort des cobayes. Plusieurs (numéros 7, 8, 9, 12 et 14) déterminent en quelques heures la formation de fausses membranes à la surface du péritoine, tandis que les bacilles 10 et 11 tuent le cobaye avec une simple vascularisation de toute la séreuse. On les retrouve dans le foie, le rein, la rate.

Ajoutons que le numéro 7 (*bacillus urinae major*) serait d'après Doyen la bactérie septique de Clado.

En 1889, dans une monographie très étendue (225 pages), où se trouvent condensées un grand nombre d'observations et d'expériences,

(1) Cornil et Babès : *Les bactéries*, 1890, page 253.

Rovsing(1) donne les résultats auxquels il a été conduit par l'examen de 29 cas de cystite bien caractérisée et de nature diverse.

Trois étaient d'origine tuberculeuse démontrée par la *présence du bacille de Koch.*

Les 26 cas restants fournirent une flore assez riche, composée de onze espèces différentes, dont voici la nomenclature. L'auteur les classe en deux groupes : I. celui des organismes pyogènes; II. celui des organismes non pyogènes. — Nous indiquons entre parenthèse le nombre de fois qu'ils ont été trouvés.

I. Organismes pyogènes :
1° *Staphyl. pyogen. aureus* (8)
2° » » *albus* (1).
3° » » *citreus* (2).
4° *Streptococcus pyogenes ureae* (4).
5° *Diplococcus ureae pyogenes* (2).
6° *Coccobacillus pyogenes ureae* (1)
7° *Micrococcus ureae flavus pyogenes* (1).

II. Organismes non pyogènes :
8° *Diplococcus ureae trifoliatus* (3).
9° *Streptococcus ureae rugosus* (3).
10° *Diplococcus ureae non pyogenes* (2).
11° *Coccobacillus ureae non pyogenes* (2).

Les trois premiers (*staphyl. pyog. aureus*, *albus* et *citreus*) sont des organismes déjà connus depuis longtemps par leur action pathogène. Les autres, d'après Rovsing, n'ont pas encore été décrits; tous, sauf le bacille de la tuberculose, décomposent l'urée en carbonate d'ammoniaque, et rendent par conséquent les urines alcalines. Mais ce serait une erreur de croire que les urines présentaient un mélange plus ou moins complet de toutes ces espèces; c'est tout le contraire. En général, les urines ne renferment qu'une espèce pathogène, quelquefois deux ou trois tout au plus.

La même année, Krogius (2), en cultivant les urines purulentes de dix malades atteints de cystite et de pyélonéphrite, y découvrit trois fois un bacille non décrit qui se différencie de ceux décrits par Clado, Albarran et Hallé, et Rovsing par son action liquéfiante sur la gélatine. Il décompose énergiquement l'urée et tue les lapins. Pour ces trois motifs, il l'a baptisé du nom de *urobacillus liquefaciens septicus.*

(1) Rovsing : *Die Blasenentzündungen.* — Berlin, Hirschwald, 1890.

(2) Krogius : *Sur un bacille pathogène trouvé dans les urines pathologiques*; La Semaine médicale, 1890, n° 31.

La publication de KROGIUS ne nous apprend rien sur la présence d'autres bacilles dans les urines examinées par lui.

L'apparition de la note de KROGIUS détermina SCHNITZLER (1), qui étudiait de son côté les cystites au point de vue bactériologique, à publier immédiatement une note sur un bacille qu'il avait trouvé indépendamment de KROGIUS et qui se rapprochait beaucoup de l'organisme de ce dernier, si même il ne lui était pas identique. Dans vingt cas de cystite aiguë, il l'obtint treize fois, 8 fois à l'état de pureté, 5 fois mélangé à d'autres organismes. L'auteur est enclin à le classer dans le genre *Proteus* de HAUSER. Quant aux autres organismes trouvés, il se réserve de les décrire ultérieurement.

Pour donner une vue d'ensemble sur les différents organismes décrits dans les publications qui précèdent, nous les classons dans le tableau suivant, avec le nom des auteurs qui les ont trouvés.

## I. MICROCOQUES.

1° Le *staphylococcus pyogenes aureus*; BUMM, MICHAELIS, ROVSING. On doit considérer comme lui étant identique le *micrococcus urinae flavus olearius* de DOYEN.

2° Le *staphylococcus pyogenes albus*; ROVSING. Le *micrococcus albus urinae* et le *micrococcus urinae albus olearius* de DOYEN, suivant toute probabilité, sont identiques.

3° Le *staphylococcus pyogenes citreus*; ROVSING.

4° Le *streptococcus pyogenes*, trouvé par DOYEN et appelé par lui : *micrococcus urinae major.*

5° Le *streptococcus pyogenes ureae*; ROVSING.

6° Le *streptococcus ureae rugosus*; ROVSING.

7° Le *diplococcus pyogenes ureae;* ROVSING.

8° Le *diplococcus ureae trifoliatus;* ROVSING.

9° Le *diplococcus ureae non pyogenes;* ROVSING.

10. Le *micrococcus pyogenes ureae flavus*; ROVSING.

## II. BATONNETS.

1° Le *bacille de la tuberculose.*

2° La *bactérie septique de la vessie*; CLADO.

(1) SCHNITZLER : *Zur Œtiologie der akuten Cystitis;* Centralblatt für Bakteriol. und Parasitenkunde, 1890, p. 789.

3° La *bactérie pyogène*; Hallé, Albarran.
4° Les *dix bacilles de* Doyen.
5° Le *coccobacillus pyogenes ureae*; Rovsing.
6° Le *coccobacillus non pyogenes ureae*; Rovsing.
7° L'*urobacillus liquefaciens septicus;* Krogius, Schnitzler.

Comme on le voit, les espèces microbiennes décrites sont nombreuses, et on peut dire qu'aucun organe ne serait comparable à la vessie, au point de vue de la richesse de sa flore pathogène, si tous ces micro-organismes représentaient de véritables espèces. Leur chiffre n'est pas éloigné de la trentaine. Mais aussi quelle contradiction!

D'après certains auteurs (Bumm, Rovsing) les formes coques seraient les plus fréquentes; d'après d'autres (Doyen, Albarran et Hallé, Schnitzler, Krogius) ce serait la forme bâtonnet. Parmi ces derniers les uns accordent la primauté à un bâtonnet non liquéfiant (Doyen, Albarran et Hallé), les autres à un bâtonnet liquéfiant (Krogius, Schnitzler).

La science est donc loin d'être fixée sur la nature et l'ordre de fréquence des microbes que l'on rencontre dans la cystite. Aussi, avons-nous accueilli avec empressement la proposition de M. le professeur Denys, de reprendre l'étude des cystites au point de vue bactériologique.

## § 2. RECHERCHES PERSONNELLES.

### MÉTHODE SUIVIE.

#### I. *Mode de recueillir les urines*

Rovsing a procédé dans cette opération avec les précautions les plus minutieuses. Il commence par laver le gland au moyen d'un liquide antiseptique, puis il injecte dans le canal de l'urèthre une solution antiseptique; après qu'elle est ressortie il introduit dans la vessie une sonde stérilisée et reçoit les urines dans des vases stérilisés.

Ce procédé est sans aucun doute celui qui met le plus à l'abri des germes étrangers, mais il est généralement ennuyeux pour le malade et souvent dangereux. Aussi n'avons-nous eu recours que rarement au cathétérisme et nous avons employé les urines émises spontanément par le malade. Nous mettions à sa disposition deux ou trois tubes stérilisés, et nous lui ordonnions de recevoir la première portion dans un des tubes, une seconde dans un autre et, au besoin, une troisième dans le troisième tube. Pour l'examen microscopique et les cultures, nous employions la deuxième

ou la troisième portion; la première étant censée renfermer les microbes du canal de l'urèthre, entraînés par le premier jet de l'urine. Nous devons pourtant reconnaître que cette simple précaution est généralement inutile : des cultures comparatives faites simultanément avec les premières portions et les suivantes nous l'ont démontré. Toutes renfermaient les mêmes organismes et en quantité équivalente. Le résultat était du reste à prévoir; car : 1° la présence de micro-organismes dans le canal de l'urèthre n'est pas constante, et 2°, quand ils s'y trouvent, ils sont tellement clair semés, qu'ils sont absolument noyés parmi les myriades d'organismes fournis par les urines elles-mêmes. Le procédé compliqué de Rovsing serait tout au plus indiqué dans le cas où il faut prouver que les urines ne renferment absolument aucun germe, mais pour le genre de travaux que nous avons en vue, il constitue un luxe inutile et la méthode simple que nous préconisons, pour être moins compliquée et moins élégante, n'est ni moins sûre, ni moins exacte.

II. *Examen des urines.*

Les urines sont d'abord examinées à l'œil nu. Nous portons spécialement notre attention sur le trouble plus ou moins intense qu'elles présentent, sur l'abondance et l'aspect du dépôt qui se forme par le repos et, enfin, sur leur réaction et leur odeur.

Vient ensuite l'examen microscopique. Il a pour objet la recherche des microbes, l'étude de leur forme, de leur mode d'agrégation et de leur abondance; il porte également sur l'existence de globules de pus, de cellules épithéliales et de cristaux de phosphate ammoniaco-magnésien, qui indiquent la fermentation ammoniacale.

Cet examen est très utile pour contrôler les espèces qui se développeront plus tard dans les cultures; car, d'après la forme reconnue au microscope, il permet, jusqu'à un certain point, de prédire si les ensemencements devront donner des staphylocoques, des streptocoques ou des bâtonnets, et si l'on récoltera une ou plusieurs espèces à la fois.

III. *Cultures.*

Nous avons employé la gélatine-peptone et l'agar-peptone.

Les cultures dans la gélatine en plaque ont été faites d'après les procédés ordinaires. Inutile de nous y arrêter.

Quant à nos cultures sur agar, elles ont été pratiquées non pas en

plaques, mais dans des tubes penchés. Voici comment. Avec l'anse du fil de platine nous recueillions une minime portion de l'urine à examiner, et nous frottions l'anse sur toute la surface d'un tube solidifié en position très oblique; puis, sans recharger l'anse, nous continuions à la nettoyer dans un second tube, dans un troisième et même dans un quatrième. Les cultures étaient ensuite portées à l'étuve, le lendemain elles étaient le plus souvent le siège d'un développement abondant. Il arrivait souvent que le semis était tellement serré dans le premier tube qu'il formait une couche continue; mais, dans le deuxième ou le troisième tube, les colonies étaient séparées par des intervalles plus ou moins considérables, et parfaitement propres à fournir des matériaux absolument purs pour les ensemencements ultérieurs.

L'inoculation sur agar incliné nous semble présenter un double avantage pour le diagnostic des organismes qui se rencontrent dans une cystite quelconque. D'abord le procédé est d'une simplicité tout à fait primitive; de plus, il fournit presque toujours pour le lendemain des renseignements absolument certains sur la nature des germes, sans qu'il soit nécessaire de recourir à de nouveaux ensemencements.

Il va de soi que les semis ont été faits immédiatement après l'émission des urines ou après un temps très court, comme celui, par exemple, exigé pour se rendre de l'hôpital au laboratoire.

## RÉSULTATS.

Nous avons examiné les urines de 17 malades souffrant des voies urinaires.

Parmi ces 17 cas, nous en relevons d'abord deux se rapportant à des cystites tuberculeuses. Dans tous les deux, une goutte d'urine examinée rapidement sans coloration ne montra aucun germe. Les urines étaient acides; après quelque temps de repos, elles abandonnèrent un dépôt formé de globules blancs, qui, après coloration appropriée, montra des bacilles caractéristiques.

Les cultures faites sur agar et placées à la couveuse restèrent absolument stériles, ce qui ne doit pas étonner, étant données les exigences particulières du bacille de Koch au point de vue alimentaire.

Les urines de ces tuberculeux ont été recueillies en plusieurs portions, comme il est indiqué plus haut, quelquefois en une portion unique. Malgré l'absence complète de précautions extraordinaires, elles ne donnèrent lieu à

aucun développement. C'est la démonstration de l'inutilité du cathétérisme pour la recherche bactériologique des urines.

Rovsing, dans ses cultures sur l'agar-peptone ordinaire avec les urines de cystite tuberculeuse, obtint également des résultats négatifs, et il vit dans l'absence de développement la preuve de la nature tuberculeuse d'une cystite, bien entendu si elle n'est pas compliquée d'infection secondaire. Nos observations confirment complétement les vues de Rovsing; comme lui, nous recommandons les cultures sur agar ordinaire pour établir ou confirmer le diagnostic d'une affection tuberculeuse de la vessie.

Dans les 15 cas restants, nous avons rencontré 6 sortes d'organismes.

1° Le *staphylococcus pyogenes aureus*, trouvé deux fois, une fois avec le bâtonnet non liquéfiant dont il est question plus bas; l'autre fois avec le même bâtonnet et le streptocoque pyogène.

2° Le *streptococcus pyogenes*, cinq fois, dont une fois à l'état de pureté, trois fois avec le bâtonnet non liquéfiant et une fois avec ce bâtonnet et le staphylocoque pyogène doré.

3e Un *streptocoque jaune*, trouvé une fois en compagnie du bâtonnet déjà mentionné.

4° Un troisième *streptocoque*, incolore, trouvé deux fois, également avec le même bâtonnet.

5° Un *bâtonnet non liquéfiant*, rencontré treize fois, dont 6 fois à l'état de pureté, et 7 fois en compagnie d'autres organismes de cette liste.

6° Un *bâtonnet liquéfiant*, une fois, associé au streptocoque jaune.

Les différents cas de cystite sont rapportés brièvement dans le tableau suivant :

| HISTOIRE DU MALADE | CARACTÈRES DES URINES | MICROBES |
|---|---|---|
| 1° Homme, 74 ans. La cystite a débuté il y a un mois brusquement sans cause connue. | Urines fortement troubles. Réaction acide. — Dépôt abondant de pus. — A l'examen microscopique: globules de pus très nombreux, staphylocoques et bâtonnets. | Staphyl. pyog. doré et bâtonnet non liquéfiant. |
| 2° Homme, 63 ans. Hypertrophie de la prostate et calcul vésical. — Les symptômes s'en accusent depuis un an environ. | Urines troubles, renfermant de petits caillots de sang, des flocons de muco-pus. La réaction est alcaline. — Examen microscopique : globules rouges, globules de pus; mucus; cristaux d'urates. | Staphyl. pyog. doré, strept. pyog. et bâtonnet non liquéfiant. |

| HISTOIRE DU MALADE | CARACTÈRES DES URINES | MICROBES |
|---|---|---|
| 3° Homme, 40 ans. Se présente, pour une cystite d'ancienne date, chez un médecin qui recueille les urines avec les précautions antiseptiques et nous les envoie. — Le malade ne s'est plus représenté. | Urines troubles. Pas d'odeur ammoniacale. — Examen microscopique : nombreux globules de pus entre lesquels on aperçoit de nombreuses chaînettes. Pas d'autres microorganismes. | Streptoc. pyog. |
| 4° Femme, 72 ans. La cystite est établie depuis plusieurs années : cause inconnue. Aucun autre renseignement, soit de la malade, soit de l'entourage. | Urines troubles avec un dépôt blanchâtre au fond du verre. Neutre à sa sortie. Examen microscopique : globules de pus, coccus et bacilles. | Streptocoque pyogène et bâtonnet non liquéfiant. |
| 5° Femme, 46 ans. Il y a un an, se déclare une rétention subite. Un docteur consulté a dû la sonder et a diagnostiqué un cystocèle. — Probablement la cystite est consécutive au cathétérisme. | Urines troubles, neutres à la sortie. Dépôt assez abondant, floconneux, pas muqueux, jaunâtre. Examen microscopique : globules de pus, streptocoques et bâtonnets. | Streptocoque pyogène et bâtonnet non liquéfiant. |
| 6° Homme, 65 ans. Hypertrophie de la prostate. — A la suite d'une fracture du tibia compliquée de plaie, rétention subite d'urine. On doit sonder le malade tous les jours. Après 5 jours la cystite se déclare. | Nous avons fait trois examens : le premier immédiatement après la fracture, le second après le commencement de la cystite, le troisième dix jours après le second. 1er *Examen*. Urines claires, pas de microbes. 2e *Examen*. Urines légèrement troubles. Réaction acide. Rares globules de pus. Bâtonnets rares. 3e *Examen*. Urines fortement troubles. Réaction alcaline. Odeur ammoniacale. Examen microscopique : globules de pus nombreux, streptocoques et bacilles. | Streptocoque pyogène et bacille non liquéfiant. |

| HISTOIRE DU MALADE | CARACTÈRES DES URINES | MICROBES |
|---|---|---|
| 7° Homme, 42 ans. Rétrécissement consécutif à une blennorrhagie datant de 16 ans.<br>Il y a 3 mois, cystite. Cause invoquée : excès de boissons, refroidissement.<br>On traite le rétrécissement par la dilatation et la cystite par l'usage interne du salol. | Urines troubles; quelques filaments en suspension. Réaction alcaline à la sortie.<br>Examen microscopique : quelques globules de pus, streptocoques et bâtonnets. | Un streptocoque jaune et un bâtonnet liquéfiant. |
| 8° Homme, 32 ans. Rétrécissement consécutif à une blennorrhagie datant de 1 an. — Cystite il y a trois mois, consécutive au cathétérisme. | Nous avons fait deux examens. Pendant l'intervalle de trois semaines qui les sépare, on a pratiqué l'uréthrotomie interne.<br>1er *Examen.* Urines troubles, alcalines. Rares globules blancs. Cristaux d'oxalate. Coccus et bâtonnets.<br>2e *Examen.* Urines beaucoup moins troubles, acides à la sortie. Coccus et bâtonnets; très rares globules de pus. | Coccus indéterminé et bacille non liquéfiant. |
| 9° Femme, 79 ans. En 1870, à la suite d'une constipation, entero-colite qui dura 14 ans. — En 1874, catarrhe vésical qui diminua peu à peu. — En 1885, forte recrudescence; urines purulentes et sanglantes. — En 1888, le degré de purulence s'accentue. Lavage au nitrate d'argent. — Depuis, état stationnaire. | Urines contenant du sang et du pus. Odeur ammoniacale. | Coccus indéterminé et bacille non liquéfiant. |
| 10° Homme, 59 ans. Le malade a eu une blennorrhagie à 21 ans. Il y a 6 mois, il consulta le Dr Str., qui constata l'existence d'un rétrécissement et d'un calcul.<br>Il y a 15 jours pendant le traitement du rétrécissement par la dilatation, il eut un accès de fièvre urineuse. | Urines troubles, laissant déposer une couche abondante de pus.<br>Réaction acide.<br>A l'examen microscopique, un grand nombre de globules blancs et de bacilles. | Bâtonnet non liquéfiant. |

| HISTOIRE DU MALADE | CARACTÈRES DES URINES | MICROBES |
|---|---|---|
| 11° Homme, 70 ans. Hypertrophie de la prostate. Rétention subite pendant un voyage. Un docteur doit sonder le malade : les urines sont claires. Le cathétérisme, continué par le malade lui-même, amène bientôt une cystite.<br>Lors de l'examen, celle-ci date de 9 mois Depuis 6 mois, l'affection a augmenté avec des accès de fièvre le soir. Actuellement amélioration grâce au lavage antiseptique de la vessie. | Urines fortement purulentes. Réaction acide.<br>Examen microscopique : globules de pus et bâtonnets. | Bâtonnet non liquéfiant. |
| 12° Homme, 66 ans. L'histoire en est donnée plus loin (p. 282). | | Bâtonnet non liquéfiant. |
| 13° Homme, 78 ans, Incontinence depuis un an. | Urines troubles. Léger dépôt. Réaction acide. Quelques globules de pus et bâtonnets. | Bâtonnet non liquéfiant. |
| 14° Homme, 17 ans. Dans le cours d'une méningite, survient une rétention d'urine. Le cathétérisme a été fait une fois. | Urines légèrement troubles. Réaction acide. | Bâtonnet non liquéfiant. |
| 15° Femme, 67 ans. Une cystite légère depuis plusieurs années. Pas d'autres renseignements. | Urines légèrement troubles. Réaction acide.<br>Examen. Quelques globules de pus. Bâtonnets. | Bâtonnet non liquéfiant. |

Des six sortes d'organismes isolés, nous en avons étudié trois en détail :

1° Le staphylocoque pyogène.
2° Le streptocoque pyogène.
3° Le bâtonnet non liquéfiant.

### Cystites à staphylocoques et à streptocoques pyogènes.

Nous rangeons dans un même groupe les cystites dans lesquelles nous avons rencontré ces deux organismes : 1° parce qu'ils sont souvent associés; 2° parce que tous les deux sont doués à un haut degré du pouvoir pyogène; 3° parce que, associés à d'autres organismes, ils impriment à la cystite leur caractère propre.

Les urines se faisaient remarquer par un trouble intense, et donnaient lieu à un dépôt abondant, floconneux, jaunâtre, constitué par des globules de pus, des coques isolés ou réunis, soit deux à deux, soit en amas, soit en chaînettes. La réaction était tantôt acide, tantôt alcaline.

La présence du *staphylococcus pyogenes aureus* pouvait déjà se reconnaître dans les cultures, après 24 heures, par l'apparition de colonies assez grandes, présentant une teinte jaune très faible, mais manifeste. Les jours suivants, la coloration devenait de plus en plus foncée pour virer au jaune-orange.

Inoculé en piqûres sur gélatine, il produisait la liquéfaction en entonnoir d'abord, en masse plus tard. Dans le fond se formait un dépôt jaune composé de microcoques, comme le démontrait l'examen.

Le *streptocoque* fournissait sur agar des colonies absolument semblables à celles que l'on obtient avec la sérosité d'une vésicule de l'érysipèle, ou avec un pus renfermant des coques en chaînettes. Le lendemain, elles se présentaient sous la forme de toutes petites colonies, ayant le plus fréquemment un demi-millimètre de diamètre, souvent moins encore; d'autres fois plus, si elles étaient bien espacées.

Elles sont translucides, bleuâtres et à peine élevées au-dessus de l'agar. Examinées au microscope, ces cultures montrent des individus isolés, ou réunis deux à deux, ou formant de courtes chaînettes; quand on les ensemence dans des milieux liquides (bouillon, gélatine-peptone, conservés dans l'étuve), on obtient de beaux chapelets composés quelquefois de plus de cent individus.

Inoculées par piqûre sur gélatine, elles donnent lieu à un développement caractéristique. La multiplication en surface fait défaut, mais le trajet du fil de platine est marqué après quelques jours par une traînée de petites colonies arrondies. La gélatine n'est jamais liquéfiée.

Les cultures sur agar laissées dans la couveuse perdent vite leur vitalité. Nous avons pratiqué, sous la peau, à l'extrémité d'une oreille de deux

lapins une petite pochette dans laquelle nous avons introduit une parcelle d'une culture de cet organisme sur agar vieille de 3 jours. Le lendemain, le pourtour de l'endroit inoculé était rouge et tuméfié sur l'étendue d'une pièce de dix centimes ; cet état persista les jours suivants ; les deux lapins meurent le quatrième jour.

La nature de notre streptocoque, vu ses caractères morphologiques et son action pyogène, ne peut être mise en doute. C'est bien le *streptococcus pyogenes* ou *erysipelatus*. Cet organisme, à notre connaissance, n'a pas encore été signalé dans la cystite, sauf par Doyen, et, à la liste déjà si longue des affections qu'il provoque, il faut ajouter l'inflammation vésicale. De même que partout ailleurs, il semble avoir un complice favori, le staphylocoque pyogène.

Parmi les auteurs qui ont décrit les organismes de la cystite, Rovsing est le seul qui ait obtenu des streptocoques en culture. Il en a trouvé de deux sortes : le *streptococcus pyogenes ureae* et le *streptococcus ureae rugosus*. Tous les deux liquéfient la gélatine. Le premier détermine, en outre, dans la gélatine et dans l'agar un dégagement gazeux. Ces caractères seuls suffisent pour les séparer entièrement de notre streptocoque et du streptocoque pyogène.

### Cystites à bâtonnets.

Le bâtonnet est l'organisme que nous avons rencontré le plus fréquemment : 13 fois sur 17 cas.

Quand il était associé à d'autres microbes, les urines étaient fort troubles, et avaient parfois une odeur ammoniacale et une réaction alcaline ; elles fournissaient un dépôt abondant. Mais quand il se présentait à l'état de pureté, le plus souvent le trouble était léger, le dépôt peu abondant, toujours la réaction était acide et l'odeur normale. Au microscope, le dépôt se montrait composé de bâtonnets et de leucocytes. Les cristaux de phosphate ammoniaco-magnésien faisaient défaut.

Le *bâtonnet* est petit, à bouts arrondis. Sa longueur est très variable : depuis l'ovoïde presque arrondi et ressemblant à un coccus jusqu'au filament allongé, on trouve toutes les formes intermédiaires. Les dimensions sont surtout influencées par le milieu de culture. Les individus sont isolés ou réunis deux par deux, quelquefois en nombre plus considérable et, ils forment alors des filaments courts. Le bacille est animé de mouvements propres de translation assez accusés.

Jamais nous n'avons vu de spores à son intérieur, même dans les cultures anciennes. Par contre, on observe souvent à l'une ou aux deux extrémités une granulation plus réfringente, de même nature que celles décrites par Büchner dans les bacilles de la fièvre typhoïde.

## CULTURES.

Notre bacille se développe bien et rapidement dans les milieux usuels, même à la température de la chambre. Le développement en profondeur se fait avec facilité, ce qui indique que cet organisme peut se passer d'oxygène.

*Cultures sur agar penché.*

En plaçant les tubes à la couveuse, on observe, le lendemain, un développement de colonies rondes, lisses, à surface unie, humide. Quand le semis est très serré, la couche est continue et porte à peine l'indication des différentes colonies qui la composent. Lorsqu'il est plus clair, les colonies se développent sans se toucher, et acquièrent un volume d'autant plus considérable qu'elles sont plus clair-semées.

Les fig. **1**, **2** et **3** représentent des colonies de diverses grandeurs. Lorsqu'elles ont de l'espace à leur disposition, elles peuvent acquérir en une nuit jusqu'à 4 mm. de diamètre. Elles sont opaques ou translucides, suivant leur épaisseur; quand elles laissent passer la lumière, on observe quelquefois à contre-jour, dans leur épaisseur, un dessin excessivement fin de lignes courbes, concentriques et irisées.

Caractère important : on remarque constamment, dès le lendemain, des bulles gazeuses dans la partie la plus épaisse de l'agar, c'est-à-dire dans le culot.

Le développement du bâtonnet est tellement caractéristique qu'on ne peut le confondre, d'après nous, avec aucun des organismes que l'on trouve dans les urines. Ainsi, il se distingue du staphylocoque pyogène doré par l'absence de couleur jaune, perceptible dans les colonies de ce dernier dès le lendemain de l'ensemencement; et du streptocoque pyogène par la grandeur des colonies. On pourrait tout au plus le confondre avec le staphylocoque pyogène blanc, mais l'examen microscopique ferait de suite reconnaître l'erreur.

Ensemencé par *piqûre dans l'agar* et mis à la couveuse, il forme le lendemain à la surface un enduit blanc, lisse, sans caractères particuliers, et, le long du trajet suivi par le fil, une strie blanche.

Signe de la plus haute valeur : de nombreuses bulles de gaz se forment dans le cylindre d'agar et le sectionnent en deux ou en plusieurs tronçons, FIG. 4. Il arrive même quelquefois que le tronçon supérieur est soulevé jusqu'au tampon d'ouate.

*Cultures sur gélatine. Cultures en plaques.*

En été, les colonies sont déjà bien apparentes dès le second jour. Le troisième ou le quatrième jour, elles présentent les caractères suivants.

Les colonies superficielles se font remarquer par *leur forme surélevée*, en dôme ou en tête de clou ; elles représentent assez bien de petites sphères, coupées vers l'équateur en deux parties, et qu'on aurait déposées par leur surface plane sur la gélatine. Leur surface est *lisse*, leur contour *régulier* et *circulaire*. Elles sont *blanches*, *opaques* ; au microscope, elles paraissent sombres, parce qu'elles laissent passer peu de lumière. Les jours suivants, les colonies, suffisamment espacées, continuent à se développer et peuvent acquérir jusqu'à un centimètre de diamètre. En même temps, il se forme souvent à leur surface des crêtes plus ou moins accusées, dans lesquelles les lignes concentriques et rayonnées dominent. Le centre présente souvent un ombilic. *Jamais il n'y a de liquéfaction.*

Les colonies profondes sont rondes ou ovalaires, blanches ou légèrement nuancées de jaune.

*Cultures par piqûre.*

Il se forme dans la profondeur une traînée de sphérules, plus ou moins confluentes, suivant leur abondance.

A la surface, le développement n'offre pas toujours les mêmes caractères. La colonie reste tantôt limitée à la partie centrale, et, comme elle est épaisse, elle reproduit le type de ce que l'on a appelé la culture en clou, FIG. 5. Dans d'autres cas, elle est mince et s'étend rapidement jusqu'aux parois du tube, FIG. 6 ; d'autres fois encore, elle est couverte de crêtes saillantes, serrées, laissant entre elles des creux, des anfractuosités, FIG. 7. Enfin, on peut observer des mélanges de ces différents types.

Elle présente ainsi un polymorphisme accusé et qui pourrait faire croire que l'on a en mains des espèces différentes. Mais en les étudiant, on se convaincra que ces différences dans l'aspect des cultures sont purement accidentelles. Telle culture, qui a d'abord présenté une forme déterminée, est susceptible de réaliser ensuite, suivant la composition des milieux où on la transportera, chacun des autres types. De légères variations dans la

qualité de la gélatine paraissent exercer sur le mode de développement une influence considérable. C'est ainsi que les cultures reproduites dans les FIG. 5, 6 et 7 ont été faites avec la même urine, mais dans une gélatine de trois provenances différentes, préparée toutefois suivant la même formule générale.

Aussi les détails de la culture n'ont pas grande valeur pour définir le bacille; le mieux est de s'en tenir à des caractères généraux; il est vrai qu'ils sont bien vagues, mais ils n'exposent pas du moins à séparer ce qui est identique.

Voici ces caractères :

1° Développement rapide et abondant, surtout en surface.

2° Absence de liquéfaction.

3° Apparition d'un nuage dans les cultures anciennes; ce nuage se produit dans le voisinage de la culture.

4° Odeur fétide.

5° Apparition fréquente d'une ou de plusieurs crevasses dans la gélatine, dues à la production de gaz. Ce caractère est le moins constant des cinq; il paraît dépendre de la qualité de la gélatine et être favorisé par le peu de consistance de ce milieu.

*Cultures en strie.*

Au bout de trois à quatre jours, en été, il se forme un enduit blanc, épais, à crénelures peu profondes et qui reste limité à la zone médiane, FIG. 8. Nous devons néanmoins ajouter que, ici encore, on observe un polymorphisme assez varié. Ainsi, à la place d'un enduit à surface unie, on observe quelquefois un enduit portant de nombreuses crêtes; le plus souvent, elles rayonnent vers le centre, ou l'entourent de lignes circulaires plus ou moins régulières.

*Cultures sur pomme de terre.*

Le bacille se développe bien sur la pomme de terre. Les stries faites avec le fil de platine deviennent le point de départ d'un enduit qui s'étend de plus en plus, et *finit par recouvrir une grande partie de la surface*. L'enduit est d'épaisseur moyenne, à surface généralement *mamelonnée ou chagrinée*, mais à saillies fortement aplaties. Ces saillies sont plus prononcées à la périphérie, FIG. 9. Avec le temps, la coloration, qui est d'abord d'un blanc sale, vire au jaune et au brun. En outre, dans l'épaisseur de l'enduit, il se forme presque toujours des bulles de gaz plus ou moins nom-

breuses, *qui soulèvent la culture sous la forme de petites ampoules*. Ces ampoules finissent par crever et laissent de *petits cratères*.

*Cultures dans l'urine.*

Le bacille se développe dans les urines, même sans neutralisation préalable. Après une nuit de couveuse, les urines présentent un *trouble modéré, uniforme*. Après quelques jours, des flocons se déposent au fond des tubes. Les urines *ne deviennent pas alcalines*, même après plusieurs jours de couveuse.

## § 3. COMPARAISON DE NOTRE BACILLE

### avec ceux d'Albarran et Hallé, de Clado, de Doyen et de Rovsing.

Le bacille que nous venons de décrire est-il identique avec un de ceux signalés par les auteurs qui se sont occupés des bactéries de la cystite?

Nous n'en doutons nullement. Et d'abord son identité avec la bactérie pyogène d'Albarran et Hallé ne laisse place à aucune hésitation. Il suffit, pour s'en convaincre, de lire attentivement la description que ces auteurs ont donnée de leur organisme. La concordance est absolue; spécialement pour les propriétés pathogènes, elle est frappante, ainsi que nous le verrons plus loin. Tout au plus, deux particularités paraissent avoir échappé à Albarran et à Hallé :

1° Le *développement gazeux* dans la gélatine et l'agar. Nous avons déjà vu qu'il peut faire défaut dans les milieux gélatineux; souvent il est réduit à la production d'une ou de deux crevasses; mais il est constant et s'impose immédiatement à l'attention dans les cultures sur agar, portées pendant un jour à la couveuse.

2° Le *polymorphisme des cultures sur gélatine* : ce qui tient peut-être à ce que le milieu employé par ces auteurs offrait moins de variation.

Mais ces deux faits ne se trouvent nullement en désaccord avec les caractères positifs de la description très complète d'Albarran et Hallé; ils en forment plutôt un complément.

L'identité devient plus parfaite encore si l'on interroge les propriétés pathogènes de notre organisme.

Le bâtonnet isolé par Albarran et Hallé est doué de propriétés pyogènes; c'est même pour ce motif qu'ils l'ont baptisé du nom de bactérie pyogène. Comme sujets d'expériences, ils ont employé la souris, le cobaye

et le lapin; comme liquide d'inoculation, la culture sur bouillon de deux à sept jours et quelquefois une parcelle de culture sur milieux solides, diluée dans un liquide stérilisé (bouillon, urine).

L'injection dans la vessie, suivie de ligature temporaire de la verge, donne une cystite intense, caractérisée par la tuméfaction œdémateuse, les ecchymoses, l'ulcération même de la muqueuse; les urines étaient troublées par du pus, des sels abondants et la pullulation de la bactérie, qu'elles contiennent en culture pure.

En pratiquant l'injection directement dans l'uretère dans la direction du rein et en liant le conduit, ils ont obtenu, de douze à seize jours après l'opération, à la fois la pyélite suppurée avec dilatation (pyonéphrose) et la néphrite suppurée rayonnante avec ou sans abcès miliaires; le parenchyme du rein contenait la bactérie à l'état de pureté.

L'inoculation de la culture de la bactérie pyogène dans le tissu cellulaire sous-cutané provoqua habituellement chez l'animal un abcès localisé; dans quelques cas elle produisit, chez le cobaye et la souris, une infection générale avec la mort de l'animal, sans localisation chez la souris, avec un vaste œdème phlegmoneux chez le cobaye.

Introduit à la dose de quelques gouttes de culture dans les cavités de la souris et du cobaye, il donne lieu à une inflammation locale caractérisée par un exsudat plus ou moins abondant séro-sanguinolent ou purulent avec fausses membranes et provoque la mort par infection générale; la mort survient quelquefois très tardivement dans un état de cachexie très prononcé. Il existe souvent des congestions et même des ecchymoses viscérales.

En résumé, Albarran et Hallé ont produit chez les animaux deux espèces de processus pathologiques : 1° la suppuration locale; 2° l'infection générale.

Néanmoins cette action ne s'est pas montrée constante; les propriétés pathogènes semblaient soumises à des fluctuations considérables. Ainsi telle de leurs cultures s'est montrée dès le début entièrement virulente, produisant à coup sûr l'infection rapide; telle autre n'a réussi à produire l'infection mortelle chez le cobaye qu'après le passage par l'organisme de la souris. C'est par les variations de virulence que ces auteurs expliquent les résultats négatifs qu'ils ont obtenus.

Nous avons expérimenté sur le chien et le lapin avec des cultures de notre bacille sur gélatine inclinée, âgées de huit à quinze jours. Dans les tubes nous introduisions une dizaine de centimètres d'eau salée à 6 o/oo

stérilisée, et par l'agitation nous obtenions les organismes sous la forme d'une suspension fine, homogène, laiteuse. C'est avec ce liquide que nous pratiquions nos injections. Il va de soi que les précautions antiseptiques nécessaires ont été observées. Nos expériences peuvent se diviser en quatre catégories :

1° Injection dans le tissu sous-cutané.
2° » la plèvre.
3° » le péritoine.
4° » le sang.

### 1° *Injection dans le tissu sous-cutané.*

*Lapin* 1. Injection à la base de l'oreille d'un centimètre cube de culture. Le lendemain l'oreille est pendante et la région est rouge, chaude et gonflée. Mort au quatrième jour. A l'autopsie, le tissu cellulaire de la base de l'oreille se montre *infiltré de pus*.

*Lapin* 2. Injection de la même quantité sous la peau du dos. Mort au quatrième jour. A l'endroit inoculé il existe une *collection purulente*.

*Lapin* 3. Injection de la moitié d'une culture de 6 jours sous la peau du dos. Le troisième jour, il s'est formé un *abcès* que nous ouvrons au bistouri.

*Chien* 1. Injection de 10 cc. sous la peau du dos. Le lendemain, infiltration qui disparaît les jours suivants.

*Chien* 2. Même dose, mêmes suites.

*Chien* 3. Injection d'un quart de culture. Le lendemain infiltration étendue ; après quelques jours nous constatons l'existence d'un *abcès*.

*Chien* 4. Injection d'une demi-culture. Le troisième jour, fluctuation; à l'incision, il s'écoule du *pus*. Cultures caractéristiques sur agar.

Si nous résumons ces expériences, nous trouvons que l'injection chez le lapin a été suivie chaque fois de la formation d'un abcès et deux fois de la mort de l'animal. Ces résultats concordent parfaitement avec ceux obtenus par Albarran et Hallé. Quant au chien, sur lequel ces auteurs n'ont pas expérimenté, il a montré une réceptivité moindre; deux seulement sur quatre ont présenté des abcès et tous les quatre ont survécu.

### 2° *Injection dans la plèvre.*

*Lapin* 4. Poids 1700 gr. Injection dans la plèvre droite d'un sixième de culture sur gélatine. Trouvé mort le lendemain.

*Autopsie :* Plèvre droite injectée, couverte de fausses membranes. Exsudat sanguinolent. Poumon correspondant rouge foncé, surtout dans la partie inférieure qui ne crépite plus, et présente la consistance du foie. En un mot *pleurésie* et *pneumonie*.

*Lapin* 5. Poids 2700 gr. Injection d'un tiers de culture de 6 jours. Tué après 3 jours. A l'ouverture de la poitrine, le poumon est fortement rétracté et enveloppé par d'épaisses membranes jaunes de fibrine. Les mêmes membranes tapissent également toute la plèvre pariétale. Exsudat abondant, jaune citron. En un mot : *pleurésie séro-fibrineuse* typique.

3° *Injection dans le péritoine.*

*Lapin* 6. Poids 1800 gr. Injection d'un centième de culture sur agar incliné. Pas de troubles de la santé.

*Lapin* 7. Poids 1800 gr. Injection d'un sixième de culture sur agar. Le lapin, fortement abattu peu de temps après l'opération, succombe pendant la nuit. A l'autopsie, un *peu de congestion* du péritoine. Ni adhérences, ni fausses membranes. Des cultures faites avec le sang et la sérosité péritonéale donnent le microbe à l'état de pureté.

*Lapin* 8. Poids 2400 gr. Injection d'une culture entière sur gélatine, vieille de 10 jours. Deux heures et demie après l'injection, l'animal est trouvé mort. Autopsie : *un peu d'injection* de la séreuse. Pas d'exsudat.

*Lapin* 9. Poids 875 gr. Injection d'un quinzième de culture sur gélatine âgée de 10 jours. L'animal meurt cinq heures après l'opération. Autopsie : *Un peu de congestion*, pas d'exsudat. Les semis faits avec la sérosité péritonéale et le sang donnent le bacille à l'état de pureté.

*Lapin* 10. Poids 1700 gr. Injection des quatre cinquièmes d'une culture sur gélatine de 5 jours. Mort 4 1/2 heures après l'opération. *Pas trace de congestion* du péritoine.

*Lapin* 11. Poids 1700 gr. Injection de la même dose. Mort 7 heures plus tard. *Pas d'altérations de la séreuse.*

Les lésions constatées chez les lapins inoculés dans le ventre sont beaucoup moins profondes que celles qui succèdent à l'injection dans la plèvre. Sur six animaux, trois seulement présentent des phénomènes inflammatoires, et encore sont-ils très légers, puisqu'ils se bornent à de la congestion. Il est probable que la rapidité avec laquelle la mort est survenue est pour quelque chose dans l'absence de réaction locale bien prononcée. Par contre, la toxicité des cultures s'est montrée dans toute sa force. A part le lapin 6,

qui ne reçut que des traces, tous les autres ont succombé peu d'heures après l'opération.

Chez le chien, nous n'avons pas obtenu non plus de lésions locales constantes, mais quand elles existent, elles sont plus marquées que chez le lapin, comme les expériences suivantes le prouvent.

*Chien* 5. Poids 3400 gr. Injection d'un quart de culture sur agar incliné. Pendant le jour, fort abattement. Le lendemain, amélioration. Mort par chloroformisation après 4 jours alors qu'il était complétement rétabli.

*Autopsie : Aucun signe d'inflammation.* Une anse de fil de platine, passée d'abord sur le péritoine, puis sur de l'agar incliné, fournit des cultures pures du bacille.

*Chien* 6. Poids 2400 gr. Injection d'une quantité double de celle donnée au chien précédent. Le lendemain, nous le trouvons mort.

*Autopsie* : Forte injection de l'épiploon et du mésentère. Une cuillerée d'exsudat sanguinolent. Pas d'autres signes d'inflammation. Cultures caractéristiques avec le sang du cœur et avec l'exsudat. En un mot : *péritonite légère localisée.*

*Chien* 7. Poids 4900 gr. Injection d'une culture sur gélatine âgée de 10 jours. Fort abattement; il meurt 9 heures après l'opération.

*Autopsie* : Tous les organes du ventre présentent extérieurement une forte congestion. Dans le péritoine, deux cuillerées d'un liquide rougeâtre. Quelques flocons de fibrine. Noyaux hémorrhagiques dans la rate. Cultures caractéristiques avec l'exsudat et le sang du cœur.

En un mot : *Péritonite générale débutante.*

*Chien* 8. Poids 4500 gr. Injection de 2/3 d'une culture sur gélatine de 6 jours. Trouvé mort le lendemain.

*Autopsie :* Grand épiploon fortement congestionné avec des hémorrhagies interstitielles nombreuses surtout le long des vaisseaux. Congestion moindre et suffusions sanguines à la surface des organes voisins. Dans le péritoine, liquide sanguinolent abondant, montrant au microscope de nombreux bacilles. Hémorrhagies dans la rate.

En un mot : *Péritonite débutante.*

En résumé, trois péritonites débutantes et autant de morts sur quatre chiens inoculés. Ici encore les altérations se seraient sans doute prononcées davantage, si les animaux avaient survécu plus longtemps.

4° *Injection directe dans le sang.*

A deux lapins, nous avons injecté dans la veine jugulaire une émulsion du bacille dans l'eau salée. L'un, du poids de 1800 gr., reçut les 4/5 d'une culture sur gélatine de 15 jours et mourut 7 heures après l'opération. Les cultures avec le sang donnèrent le bacille à l'état de pureté. L'autre, du poids de 1700 gr., reçut les 2/3 d'un tube de 4 jours et fut trouvé mort le surlendemain.

Ces injections prouvent, encore une fois, la toxicité des cultures; le résultat était du reste à prévoir, étant donné les suites de l'injection dans le péritoine.

*Toutes ces expériences confirment l'identité de notre bacille avec celui d'*Albarran *et d'*Hallé. *Comme lui, il est doué de propriétés pyogènes, et il exerce une action toxique intense sur l'organisme.*

## COMPARAISON AVEC LA BACTÉRIE SEPTIQUE DE LA VESSIE.

La description donnée par Clado de sa bactérie septique est loin d'être aussi complète que celle d'Albarran et Hallé; le parallèle ne peut donc être établi d'une façon aussi complète.

Clado s'attache surtout à l'aspect de la culture sur gélatine, soit par piqûre, soit sur tube penché, et il le décrit dans ses moindres détails, en prenant soin de rendre sa description encore plus claire par l'adjonction de deux dessins. Or, cette description s'applique à merveille à la façon de pousser habituelle de notre bacille. Il en est de même pour ce qui a trait à la forme du bacille, à ses mouvements et à ses propriétés pathogènes.

Il semble du reste, d'après une discussion qui a eu lieu à la société anatomique de Paris et à laquelle Clado et Albarran ont pris part, que la bactérie septique de Clado est le même organisme que celui décrit par Albarran et Hallé.

Nous pouvons donc en tout droit considérer le bâtonnet que nous avons isolé comme identique à celui de Clado.

## COMPARAISON AVEC LES ORGANISMES DE Doyen.

Nous sommes également convaincu que notre bâtonnet est identique, non pas seulement à un des bâtonnets décrits par Doyen, mais à plusieurs;

du moins la description donnée par cet auteur de ses organismes 5 à 12 (voir plus haut page 243) s'applique intégralement à l'une ou l'autre des nombreuses formes présentées par notre bacille sur la gélatine. Nous ne doutons aucunement que ce savant, à force de vouloir pousser la différentiation à ses dernières limites, n'ait regardé comme espèces distinctes de simples variétés. Le polymorphisme du bacille des urines lui a échappé complétement et, s'il avait multiplié et les ensemencements et les milieux de culture, nous sommes persuadé qu'il aurait simplifié considérablement sa nomenclature. La préocupation de créer des espèces nouvelles semble dominer les recherches de M. Doyen, à preuve le vocable nouveau qu'il a imposé au streptocoque pyogène, quand il se trouve dans les urines, et qu'il appelle *micrococcus urinae major*.

Ce qui nous confirme dans notre opinion, c'est que Albarran et Hallé, ainsi que Rovsing, dans leurs recherches étendues, ne font aucune mention de cette multiplicité de bacilles.

## COMPARAISON AVEC LE COCCOBACILLUS UREÆ PYOGENES ET LE COCCOBACILLUS UREÆ NON PYOGENES DE Rovsing.

Rovsing rencontra deux fois des colonies de bâtonnets dans ses cultures. Elles y existaient à l'état de pureté. Les propriétés morphologiques et le mode de développement de ces deux organismes sont les mêmes. Tous deux constituent des bâtonnets courts, que dans certains cas on pourrait prendre pour des coccus, d'où le nom de coccobacillus. Nous avons vu que le bacille d'Albarran et Hallé et le nôtre peuvent se présenter sous cette forme. Le développement des coccobacillus sur gélatine (cultures en plaque ou piqûre), dans l'urine et dans le bouillon est le même que celui de notre bacille. Piqués dans l'agar, ils donnent lieu à une vive production de gaz. Dans tous les milieux, son développement est indépendant de l'accès de l'oxygène.

Les différences entre les deux coccobacillus de Rovsing portent uniquement sur les suites de l'inoculation chez le lapin; le coccobacillus trouvé dans l'un des cas donnait lieu à la formation d'un abcès; le second s'est montré dépourvu de propriétés pyogènes. Malgré cette différence d'action, que l'on peut expliquer par une simple différence de virulence ou de réceptivité, nous n'aurions pas hésité à considérer les deux coccobacillus de

Rovsing, comme formant une seule et même espèce identique à notre bacille, si cet auteur n'attribuait pas à ses bâtonnets la propriété de décomposer l'urée et de rendre l'urine rapidement alcaline. Or, notre organisme, comme celui d'Albarran et Hallé, n'a pas cette propriété.

Pour couper court à toute hésitation, nous avons envoyé à Rovsing une culture de notre organisme avec prière de bien vouloir nous dire s'il admettait l'identité. Le chirurgien de l'hôpital de Copenhague eut l'extrême obligeance de répondre à notre demande et de nous écrire qu'il ne trouvait pour la morphologie et les cultures aucune différence entre son organisme et le nôtre. Au point de vue de l'action sur les urines, il a trouvé que son bacille les décomposait plus rapidement et plus profondément que le nôtre, mais il n'est pas disposé à les séparer pour ce motif, différence se réduisant à une question de plus ou de moins. Il finit sa lettre en déclarant que si notre bacille tue les lapins, il est tout disposé à accepter l'identité.

Nous avons regretté que la réponse de Rovsing nous soit arrivée trop tard pour nous permettre de lui demander des éclaircissements relativement à la différence d'action sur les urines, et surtout pour lui demander comment il s'était assuré de la formation de carbonate d'ammoniaque et de la pureté des cultures à la fin de l'expérience. Nous espérons recevoir de nouvelles explications à ce sujet.

En attendant nous acceptons l'identité de notre bacille avec celui de Rovsing, surtout après le jugement porté par ce dernier.

Quant à la divergence à propos de l'alcalinisation des urines, nous ne nous en rendons pas compte. Nous ne pouvons pourtant pas omettre d'attirer l'attention sur le point suivant : les cultures de notre bacille dans l'urine dégagent, après 24 heures de couveuse, une odeur assez forte rappelant celle des urines ammoniacales; mais si l'on examine la réaction, on est tout étonné de voir qu'elle est restée acide. On serait tenté d'attribuer le changement à l'activité du bacille; il n'en est rien, car les urines, conservées aseptiquement dans l'étuve à 37°, présentent identiquement la même odeur. Celle-ci se produit donc indépendamment de tout être organisé et, peut-être, a-t-elle pu faire croire à une transformation ammoniacale.

Pour résumer ce parallèle de notre bacille avec ceux décrits antérieurement, nous pouvons formuler les conclusions suivantes :

1° *Notre bacille est identique à la bactérie pyogène d'*Albarran *et* Hallé.

2° Il est *identique à la bactérie septique de* Clado.

3° Il est *probablement identique à 8 des différents organismes décrits par* Doyen. Malheureusement les descriptions de ce dernier sont tellement insuffisantes qu'une comparaison à fond n'est pas possible.

4° Au témoignage de Rovsing lui-même, il n'y a de différence entre son coccobacillus pyogène et notre bacille qu'au point de vue de l'action sur les urines. Le sien les décompose plus rapidement que le nôtre, simple différence d'énergie. A tous les autres points de vue, la similitude est telle que Rovsing *se prononce pour l'identité*. Nous ferons comme lui, en attendant que nous ayons pu éclaircir le point litigieux qui nous sépare.

## CHAPITRE II.

### Nature du Bacille.

### COMPARAISON DU BACILLE AVEC LE BACILLUS LACTIS AEROGENES.

Le bacille que nous avons isolé des urines constitue-t-il un organisme distinct, non décrit jusqu'ici, ou bien figure-t-il déjà sous une dénomination quelconque dans la nomenclature microbienne ?

Lors de leurs recherches, Albarran et Hallé se sont déjà posé cette question et ils ont relevé, parmi les bactéries pathogènes, quelques-unes qui se rapprochaient, soit par leurs caractères morphologiques, soit par leur action morbifique, de leur bacille pyogène. Ce sont les bacilles saprogènes 2 et 3 de Rosenbach, le *bacillus crassus sputigenus* de Kreibohn, le *bacillus pyogenes fœtidus* de Passet et le *bacillus pseudopneumonicus*, du même. Mais, entre leur bâtonnet et ces divers organismes, nos auteurs trouvent de telles différences qu'ils se refusent à les classer dans la même espèce.

Sans vouloir mettre en question le bien fondé de cette opinion, nous n'hésitons pas à affirmer que notre bacille, et par conséquent celui d'Albarran et Hallé est déjà catalogué, longuement et soigneusement décrit, et qu'il constitue un hôte habituel de notre tube intestinal : le *bacillus lactis aerogenes* (Escherich) (1).

C'est la fermentation qu'il suscite dans les milieux sucrés qui nous a mis sur la voie de cette identité ; en cultivant parallèlement les deux organismes

(1) Th. Escherich : *Die Darmbakterien des Säuglings*, Stuttgard. 1886.

sur les différents milieux, en étudiant leurs propriétés chimiques et pathogènes, nous sommes arrivé à une certitude absolue.

Le *bacillus lactis aerogenes* se rencontre en grande quantité dans les selles des enfants nourris au sein (Escherich). Nous avons fait des cultures sur plaques avec des matières fécales d'un enfant se trouvant dans ces conditions, et nous avons obtenu un riche développement de ce microbe. C'est avec lui que nous avons institué nos expériences comparatives.

Il va de soi que nous avons pris tous les soins pour avoir des milieux absolument identiques. Les tubes de gélatine et d'agar appartenaient au même lot; le bouillon, le lait, l'urine avaient la même provenance. Quand il s'agissait de faire des cultures sur pomme de terre, nous inoculions le bacille de l'urine sur une moitié et le bacille aérogène sur l'autre. De cette façon nous opérions dans des conditions identiques et les plus petites différences auraient acquis une valeur importante. Or, comme nous venons de le dire, *nous avons obtenu chaque fois, et nos expériences ont été répétées souvent, une similitude complète.*

Dans le parallèle suivant nous ne reviendrons pas sur tous les caractères des cultures exposés plus haut, mais nous insisterons sur quelques points qui nous paraissent surtout dignes d'attention, et nous exposerons en détail les cultures comparatives sur des milieux dont nous n'avons pas parlé jusqu'ici.

1° *Morphologie.*

Des deux côtés, bâtonnets de même taille, variable d'après les milieux de culture, formant souvent de courts filaments animés de mouvements, ne montrant jamais de spores, mais souvent, à une ou aux deux extrémités, une granulation réfringente qui prend aussi facilement les matières colorantes que le bâtonnet proprement dit, et qui est identique aux granulations décrites par Büchner dans les bacilles de la fièvre typhoïde. Ces bâtonnets ne se colorent pas par la méthode de Gram.

2° *Cultures sur gélatine.*

L'odeur, ainsi que les autres caractères, est absolument la même. La consistance des colonies sur plaques mérite également d'être signalée : la colonie est visqueuse et se laisse enlever en bloc.

3° *Cultures sur agar.*

Identité complète. Déjà après 8 heures de couveuse, on voit des bulles de gaz se former dans le voisinage de la piqûre.

4° *Cultures sur pommes de terre.*

Similitude absolue. Les bulles gazeuses apparaissent dès le second jour.

5° *Cultures dans les urines.*

Les urines mises à la couveuse présentent un trouble au bout de quelques heures. La réaction reste acide, même après huit jours. Pas d'odeur ammoniacale.

6° *Fermentation du glucose.*

Eau 100; peptone 1,5; sucre 3; extrait de viande 0,5. — La fermentation qui s'établit présente des deux côtés les mêmes caractères.

*a) Marche et caractère de la fermentation.* — Le dégagement gazeux commence à la couveuse environ 6 heures après l'ensemencement, et s'arrête après un à deux jours. Il se fait sous forme de petites bulles qui montent incessamment du fond et qui crèvent rapidement à la surface sans former de mousse abondante et persistante, comme on l'observe dans certaines fermentations. L'agitation produit un départ brusque de gaz sous forme d'innombrables petites bulles.

*b) Nature des gaz.* — Des deux côtés, une partie des gaz produits est absorbable par la soude caustique; le reste détonne au contact de l'air et d'une allumette avec une flamme jaunâtre.

Une fermentation faite avec le bacille des urines dans un tube renversé sur du mercure donna 26 cm.$^3$ de gaz, dont 15 absorbables par la soude : proportion fournie par le *bacillus lactis aerogenes.*

*c)* La quantité de sucre décomposée est la même; nous nous en sommes assuré par un dosage à la liqueur de Fehling.

7° *Cultures dans le lait.*

Après une douzaine d'heures de couveuse, on voit de temps en temps un bulle gazeuse monter de la profondeur. Après 2 jours, la caséine est prise en une masse assez ferme, qui se rétracte et expulse un liquide transparent ou à peine opalescent. Le lait ne prend pas de mauvaise odeur.

Dans trois séries de culture, nous dosâmes l'acidité du liquide clair, exprimé par le caillot et nous trouvâmes les chiffres suivants :

| QUANTITÉ DE LIQUIDE EMPLOYÉ | QUANTITÉ DE SOUDE CAUSTIQUE NORMALE, au 1/10, nécessaire pour neutraliser le liquide | |
|---|---|---|
| | BAC DES SELLES | BAC. DES URINES |
| 6 cc. | 3,1 | 2,7 |
| 6 cc. | 3,8 | 3,3 |
| 9 cc. | 7,1 | 7,4 |

Les différences sont très petites et sans importance; deux fois elles sont à l'avantage du bacille des selles, et une fois à l'avantage du bacille des urines.

8° *Fermentation de différents sels.*

Le formiate de calcium est décomposé énergiquement par les deux organismes avec mise en liberté de l'hydrogène. L'acétate et le lactate ne fermentent pas.

*Conclusion. L'examen des différentes propriétés morphologiques et chimiques des deux bacilles justifie complétement l'identification du bacille des urines avec le bacillus lactis aerogenes.*

L'identité se maintient si l'on compare les propriétés pathogènes des deux organismes. ESCHERICH a démontré que le *bacillus lactis* est virulent pour les souris, les cobayes et les lapins. Quand la dose est suffisante, les animaux succombent à une intoxication générale, très souvent avec des inflammations locales : suppuratives dans le tissu cellulaire, séro-fibrineuses à la surface des séreuses. Pendant la vie, ils présentent ordinairement de la diarrhée, et, à l'autopsie, on peut constater la présence du bacille dans le sang et dans les différents organes.

Chez les animaux auxquels nous avons fait des injections avec le bacille des urines, nous avons observé les mêmes phénomènes, de sorte que l'identité est complète, *même au point de vue de la puissance pathogénique. Le bacille ordinaire des infections de l'appareil urinaire n'est donc autre que le bacillus lactis aerogenes.*

## COMPARAISON DU BACILLE DES URINES AVEC LE BACILLUS COLI COMMUNIS.

Au début de ces recherches comparatives, il nous paraissait difficile de décider si le bacille des urines était ou bien le *bacillus lactis aerogenes*, ou bien le *bacillus coli communis*.

En effet, Escherich a déjà indiqué que ces parasites obligatoires de l'intestin, comme il les appelle, présentent beaucoup de points de ressemblance. Leurs caractères différentiels sont rares et souvent vagues. Au microscope, il n'y a aucun moyen de les reconnaître ; leurs cultures affectent une grande similitude et leur action pathogène sur les animaux est la même. En outre, Laruelle, et plusieurs autres après lui, ont prouvé que cet hôte de notre intestin peut devenir un agent pathogène et déterminer des inflammations des séreuses, des abcès et des septicémies.

Pour trancher la question de l'identité de notre bacille avec le *bacillus coli communis*, nous avons procédé exactement comme pour le *bacillus lactis aerogenes* : nous avons cultivé parallèlement les deux organismes sur les divers milieux, en veillant à ce que les milieux de même espèce présentassent une composition absolument identique (cf. p. 266 et 267).

Nous avons pu nous convaincre ainsi de la vérité de l'assertion d'Escherich touchant la grande ressemblance qui existe entre les deux bacilles intestinaux. Nous avons même pu, par des cultures dans le formiate, l'acétate et le lactate de calcium, par la détermination du degré d'acidité qui enraye le développement de ces organismes, étendre encore le champ de la similitude. Mais nous avons pu aussi constater des différences assez importantes pour faire rejeter l'identité du bacille des urines avec le *bacillus coli communis*.

Ces différences ne sont pas nombreuses. Ce sont :

1° *Le développement dans les plaques de gélatine.* Le bacille des urines, et par conséquent le *bacillus aerogenes*, se distingue du *bacillus coli* par deux caractères :

*a*) Le premier se développe plus en hauteur et reste plus circonscrit; le *bacillus coli* se développe surtout en étendue. Les colonies de ce dernier restent minces et empiètent plus ou moins largement sur la région voisine; leurs contours sont généralement irréguliers et sinueux.

*b*) Les colonies du bacille des urines réflètent davantage la lumière. Au microscope elles sont plus sombres; à l'œil nu, elles constituent, quand elles sont nombreuses, des points blancs, tandis que les colonies du *bacillus coli* sont grises, translucides et forment une association de points gris. Cette différence est très frappante quand on compare entre elles deux plaques ensemencées chacune avec un des bacilles, et elle fournit un excellent moyen de diagnostic.

*c*) Les colonies du bacille des urines sont visqueuses, presque filantes; tandis que celles du bacille commun sont plutôt sèches.

Dans les cultures en piqûre la différence est moins marquée.

2° *Certaines nuances dans l'action pathogène.* Laruelle a démontré que si l'on injecte dans le péritoine des lapins et des chiens une culture de *bacillus coli* dans l'eau salée physiologique, on ne produit jamais d'inflammation; celle-ci se déclare seulement quand le microbe est associé à des principes altérants, comme la bile et les matières fécales stérilisées. Or, comme nos expériences relatées plus haut le démontrent, le bacille des urines est à même de produire des inflammations du péritoine, même quand il est injecté avec un liquide indifférent, tel que l'eau salée à 6 o/oo. C'est ainsi que, sur 4 chiens, trois présentèrent à l'ouverture du ventre des symptômes de péritonite. Dans ces conditions Laruelle n'obtint jamais de lésions appréciables à l'œil nu. L'action du bacille des urines sur la séreuse du ventre constitue donc encore un caractère qui éloigne cet organisme du *bacillus coli communis.*

Mais, à côté de ces différences, les points de similitude sont tellement nombreux et variés, que l'on démontrera peut-être un jour que le *bacillus coli communis* et le *bacillus lactis aerogenes* ne sont que deux variétés d'un seul et même organisme. On aura alors du même coup établi l'identité du premier avec le bacille des urines.

## RECHERCHE DU BACILLE DES URINES DANS LES MILIEUX AMBIANTS.

Le bacille des urines, ou autrement dit le *bacillus lactis aerogenes*, doit être très commun autour de nous, car, dès que le nouveau-né a avalé du lait, on le trouve dans l'intestin et dans les matières fécales (Escherich). De ces dernières il doit se répandre facilement dans l'athmosphère et, vu ses exigences modestes, il doit trouver facilement le moyen de se développer en dehors du corps. Aussi ne doutons-nous pas que, si l'on dirigeait dans ce sens des recherches systématiques, on arriverait à établir que ce bacille est excessivement répandu.

En voici deux preuves :

1° Dans deux cas d'incontinence (cas 12 et 14), nous fîmes des cultures sur agar incliné avec le fil de platine que nous faisions passer sur la chemise imbibée d'urine de ces malades. Dans le premier cas, nous obtînmes le *bacillus aerogenes* à l'état de pureté; dans le second, mélangé à un autre organisme.

Dans le cas 12, nous fîmes en outre des cultures avec le liquide louche qui stagnait dans le méat urinaire, et nous obtînmes un développement du même bacillle et du staphylocoque pyogène doré. Ce dernier fait nous paraît extrêmement intéressant. Les urines du malade en question ne renfermaient qu'une espèce d'organisme : le bacille; et il est plus que probable qu'en le sondant on aurait refoulé dans la vessie les staphylocoques séjournant dans le méat, et qu'on aurait substitué à une cystite légère, une cystite purulente bien plus grave.

2° Nous avons laissé se putréfier à l'air un vase d'urine et après quelques jours nous en avons fait des plaques. Or, un des microbes les plus abondants était le bacille aérogène.

Ces deux faits sont de nature à faire ressortir l'ubiquité de cet organisme, et à montrer la facilité avec laquelle il se développe dans les urines en dehors du corps.

## CHAPITRE III.

### Effet de l'injection des microbes dans le système urinaire.

Les urines, malgré leur réaction acide et leur pauvreté en substances albuminoïdes et hydrocarbonées, sont un milieu de culture passable pour beaucoup d'organismes, excellent même pour quelques-uns. Il suffit de les conserver à la température du corps, après les avoir recueillies sans précautions spéciales, pour les voir se troubler rapidement et constituer après peu de jours une vraie culture, dans laquelle le microscope révèle un grand nombre de formes : coques, staphylocoques, streptocoques, bâtonnets, filaments, zooglées. Leube et Grasser (1) ont isolé des urines en décomposition trente espèces d'organismes; Rovsing (2), dans dix portions d'urines exposées en différents endroits, en trouva cinq décomposant toutes l'urée; le *staphylococcus pyogenes aureus* était du nombre.

L'urine constitue par conséquent un milieu de développement favorable à beaucoup d'organismes, même à des organismes pathogènes. Il suffit de l'arrivée d'un seul de ces germes dans un vase rempli d'urines pour qu'au bout de très peu de temps, si la température est favorable, il s'y produise une décomposition énergique. Les célèbres travaux de Pasteur sur ce point ne laissent plus place au moindre doute.

(1) Leube et Grasser : *Ueber die ammoniakalische Harngährung*. Virch. Arch., B 100, 1885.
(2) Rovsing : Loc. cit., p. 71 et 72.

Mais en est-il de même pour les urines contenues dans la vessie? Suffit-il qu'un seul organisme y pénètre pour amener une décomposition qui ne finira jamais, la mixtion laissant toujours au moins une minime quantité d'urines dans la vessie et avec elle des germes vivants?

Les expériences de Pasteur le faisaient craindre; mais ni les observations cliniques, ni les expériences sur les animaux ne se sont montrées favorables à cette déduction, du moins dans ce qu'elle a de fatal.

En 1873, Feltz et Ritter (1) introduisent dans la vessie d'un chien une sonde imprégnée d'un liquide renfermant les organismes de la décomposition urinaire, et répètent cette opération de trois en trois heures pendant 48 heures. Les deux premiers jours, les urines conservent leur acidité; elles renferment pourtant des microbes. Le troisième jour, elles sont légèrement alcalines. Cet état persiste pendant 24 heures; mais le lendemain les urines ont repris leur réaction normale et la conservent dans la suite. La décomposition n'a donc pas réussi à s'implanter dans la vessie.

Dans une autre expérience, ils injectent les organismes eux-mêmes dans la vessie, et pratiquent en outre la ligature du canal de l'urèthre pendant 24 heures. Le lendemain les urines ayant conservé leur réaction acide, ils renouvellent l'injection, qu'ils font plus abondante, et laissent la ligature en place pendant 30 heures. Après que celle-ci eût été enlevée, il s'écoula une urine louche, à odeur forte et présentant une réaction franchement alcaline. Le microscope y révéla une notable quantité de bactéries. Mais de nouveau, cet état ne se maintint pas. Après quelques jours, les urines avaient repris leurs caractères habituels et étaient redevenues acides.

Colin (2) prit pour sujet de ses expériences la vache, parce qu'on croyait qu'elle ne vidait jamais complétement la vessie et qu'elle se trouvait ainsi dans les conditions de malades atteints d'une rétention incomplète des urines. Mais, ici encore, les injections ne réussirent pas à provoquer une altération permanente des urines.

Guiard (3), dans une excellente thèse inspirée par Guyon, interroge d'abord les faits cliniques et conclut d'un examen très minutieux que les germes sont impuissants à provoquer la transformation ammoniacale

(1) Feltz et Ritter : Comptes rendus de l'Académie des Sciences, 1873.

(2) Colin : Bulletin de l'Académie de Médecine, avril, 1875.

(3) Guiard : *La transformation ammoniacale des urines*. Thèse de Paris, 1883.

tant que la vessie reste saine. Il pratique en outre plusieurs expériences analogues à celles de Colin, dans le but de produire des cystites en injectant des urines ammoniacales dans la vessie, mais sans plus de résultat.

Dans une de ces expériences il injecte de l'urine franchement ammoniacale directement dans l'uretère gauche et pousse le liquide dans la direction du rein. Durant les quinze jours suivants, les urines présentèrent à divers intervalles, sans aucun symptôme de cystite, une réaction alcaline.

Pendant tout ce temps, les urines ne cessèrent de renfermer des organismes sous forme de torula et de bâtonnets, et, quoique les microbes eussent été portés jusque dans le rein, ils furent incapables d'amener une altération persistante de la sécrétion urinaire.

Ces expériences de Feltz et Ritter, de Colin et de Guiard n'ont pourtant pas une valeur absolue; car elles furent pratiquées avec des urines provenant d'individus sains et qui avaient subi la décomposition ammoniacale en dehors de la vessie. Or, il paraît que, dans ce cas, les organismes qui se développent sont pour la plupart autres que ceux des urines pathologiques. On ne peut donc utiliser ces expériences qu'avec une certaine réserve.

Heureusement les recherches qui suivent ont été faites avec des organismes pathogènes eux-mêmes, en culture pure.

Bumm injecta dans la vessie de lapins et de chèvres, le microcoque qu'il avait retiré de l'urine de ses patientes atteintes d'affections puerpérales, c'est-à-dire, le staphylocoque pyogène doré; mais il ne put obtenir d'inflammation, à moins d'avoir lésé au préalable la muqueuse soit par des traumatismes, soit par voie chimique.

Rovsing répéta ces expériences non seulement avec le *staphylococcus pyogenes*, mais avec les différents organismes qu'il avait isolés des urines de ses malades, et arriva au même résultat. Si l'on ne pose pas immédiatement après l'injection une ligature sur l'urèthre, de façon à retenir les urines pendant 6-12 heures, les microbes disparaissent rapidement des urines, souvent en 2 ou 3 heures, toujours en 6 heures, comme le démontrent les cultures sur gélatine et sur agar. En outre, les urines restent acides. Mais si on lie en même temps le canal de l'urèthre pendant quelque temps, les premières urines éliminées ont une odeur ammoniacale prononcée, et

renferment, outre les microbes injectés, des cristaux de phosphate ammoniaco-magnésien; si l'injection a été faite avec l'une des espèces pyogènes, on y trouve en plus une grande quantité de globules de pus.

Le bacille de la tuberculose seul fait exception à la règle, en ce sens que, même avec l'aide de la ligature, il n'a jamais pu rendre les urines ammoniacales.

Les animaux chez lesquels Rovsing a produit la cystite, grâce à une rétention artificielle, se comportent différemment. S'ils ont reçu un microbe *non pyogène*, les altérations des urines diminuent bientôt, les microbes deviennent rares, finissent par disparaître complétement et, après 2-3 jours, tout est rentré dans l'ordre. Lorsque l'opération a été pratiquée avec un organisme *pyogène*, les altérations persistent un temps plus considérable; elles vont même en augmentant et très souvent les animaux succombent. Dans les cas moins graves, ils se remettent peu à peu et la cystite guérit au bout de un à deux jours.

Albarran et Hallé sont arrivés à des résultats analogues, avec leur bactérie pyogène. Ils injectent leur bacille dans la vessie d'un lapin sans provoquer de cystite; mais, dans deux expériences où ils placèrent une ligature, ils déterminèrent une cystite intense, caractérisée par la tuméfaction œdémateuse, les ecchymoses, l'ulcération même de la muqueuse. Les urines étaient troublées par du pus, par des cristaux et par la pullulation de la bactérie.

Ainsi l'observation clinique s'accorde avec l'expérimentation du laboratoire pour établir qu'il ne suffit pas d'introduire dans la vessie des microbes aptes à vivre dans l'urine pour déterminer sa décomposition et produire une cystite. On peut même les injecter par myriades sans donner lieu à des altérations. Il faut quelque chose de plus : une lésion quelconque, traumatisme, rétention, irritation chimique, présence de corps étrangers, etc.

## EXPÉRIENCES PERSONNELLES.

Nous avons fait également quelques expériences sur les animaux. Elles ne sont pas nombreuses, il est vrai; néanmoins nous avons jugé bon de les rapporter : en premier lieu parce qu'elles prêtent à une comparaison utile avec celles relatées plus haut, en second lieu parce qu'elles nous paraissent jeter quelque lumière sur une forme d'infection urinaire qui n'est pas suffisamment connue.

Ces expériences ont été faites sur le chien. Au lieu d'injecter les organismes dans la vessie, nous les avons introduits dans le rein et le bassinet même, de façon à porter l'élément infectieux aussi haut que possible, et à infecter le tractus urinaire dans toute sa longueur. Dans ce but nous faisions une incision dans le dos de l'animal, à quelque distance des vertèbres lombaires et parallèlement à celles-ci, à l'effet de découvrir le rein. Généralement nous opérions à gauche. Arrivé sur le rein, nous l'énucléions avec soin et nous le tirions au dehors. Nous poussions ensuite par son bord convexe la pointe émoussée d'une seringue de Pravaz jusque dans le bassinet et nous injections un ou plusieurs centimètres cubes d'une culture de microbes. Le rein était ensuite replacé et la plaie cousue. Il va de soi que l'opération était faite avec les précautions antiseptiques nécessaires : enlèvement des poils, lavage de la peau au savon et aux désinfectants, etc.

Pour nous rendre compte de l'effet que cette opération produit par elle-même sur l'animal, nous l'avons pratiquée sur deux chiens avec une émulsion de *staphylococcus pyogenes aureus* provenant d'une culture ancienne sur gélatine, mais ne fournissant plus de développement quand on l'inoculait sur de nouveaux milieux. Quand l'effet du chloroforme se fut dissipé, ces deux chiens se distinguèrent à peine des chiens non opérés. Deux ou trois jours plus tard ils avaient repris leur vivacité ordinaire et les plaies guérirent sans accident.

Aucun de nos animaux opérés ne succomba à la péritonite. A l'autopsie, comme résidu de l'opération, nous trouvâmes tout au plus quelques adhérences du grand épiploon avec le rein opéré et une fermeté plus grande du tissu conjonctif voisin. Mais, malgré toutes nos précautions antiseptiques, nous vîmes fréquemment se former un abcès entre le rein et la peau, abcès que nous croyons dû au liquide de l'injection qui refluait en petite quantité à travers la piqûre quand nous retirions la seringue. Des cultures faites avec le pus d'un de ces abcès donnèrent à l'état de pureté le microbe injecté.

Pour recueillir les urines chez nos chiens nous avons employé quelquefois la sonde chez les femelles ; mais nous avons préféré dans la suite recueillir directement les urines dans un vase stérilisé, au moment d'une mixtion spontanée. Les chiens, enfermés dans un bac, n'urinent en général que quand la distension de la vessie est poussée à un degré avancé ; ils attendent quelquefois deux jours avant de satisfaire à leur besoin, mais dès qu'on leur rend la liberté, ils urinent presque immédiatement. Il suffit alors de glisser sous eux un vase stérilisé pour recueillir les urines dans un

état de pureté parfaite, d'autant plus que les premières portions écoulées nettoient l'urèthre et le méat urinaire.

### *Expérience I.*

INJECTION D'URINE PUTRÉFIÉE.

Nous commençons par le compte-rendu d'une expérience dans laquelle nous injectâmes le 24 février à travers le rein d'un chien, cinq seringues d'une *urine abandonnée à la putréfaction* dans un vase à pied, d'abord pendant deux jours à la température de la chambre, ensuite pendant 24 heures à la couveuse. Le chien présenta le premier jour de l'abattement et refusa de manger; puis il se remit et quand nous le tuâmes par le chloroforme le 16 mars, c'est-à-dire vingt jours plus tard, il ne présentait plus de signe d'indisposition. Le tableau suivant rend compte de l'état de ses urines.

| | ASPECT | RÉACTION | EXAMEN MICROSCOPIQUE |
|---|---|---|---|
| 25 février | urine trouble | alcaline | beaucoup de leucocytes et de microbes, cristaux de phosphate ammoniaco-magnésien |
| 26 » | idem; en outre, sanguinolente; mauvaise odeur | idem | |
| 27 » | odeur moins forte | idem | les leucocytes, les microbes et les cristaux diminuent |
| 28 » | | idem | leucocytes et microbes |
| 29 » | | faiblement alcaline | |
| 2 mars | | idem | |
| 4 » | urine transparente | réaction acide | microbes, rares leucocytes, pas de cristaux |
| 5 » | idem | fortement acide | |
| 7 » | idem | idem | |
| 9 » | idem | idem | |
| 16 » | idem | idem | encore toujours des microbes |

A l'autopsie les organes, en particulier les reins, ne présentèrent rien d'anormal; le fond de la vessie était peut-être un peu congestionné. Des cultures sur plaques de gélatine, faites avec le rein opéré et avec le contenu de la vessie, donnèrent en grande quantité deux sortes d'organismes : un microbe liquéfiant et surtout un bacille que nous reconnûmes pour être identique à celui trouvé dans nos cystites, c'est-à-dire le *bacillus lactis aerogenes*.

Cette expérience nous paraît intéressante à plusieurs points de vue :

1° Elle confirme les expériences citées plus haut, relatives aux conséquences de l'injection d'urine putréfiée dans les voies urinaires, à savoir : l'impossibilité de maintenir les urines alcalines, sans recourir à des artifices particuliers. Dix jours après l'injection, les urines étaient devenues acides et ne présentaient plus de cristaux en cercueil. La guérison est d'autant plus remarquable que les injections ont été pratiquées à l'extrémité de l'appareil urinaire, dans le bassinet même.

2° Le résultat des cultures permet d'affirmer que le *bacillus lactis aerogenes* existait dans l'urine injectée. C'est la seule façon d'expliquer la grande abondance des colonies obtenues dans les cultures.

Rappelons à ce propos qu'en faisant deux fois des cultures avec des urines putréfiées et avec les urines imprégnant la chemise de deux sujets atteints d'incontinence urinaire, nous avons obtenu également ce bâtonnet.

3° Cette expérience nous montre en outre que l'appareil urinaire peut supporter la présence d'une quantité assez considérable du *bacillus aerogenes* sans encourir de lésions sensibles.

### *Expérience II.*

INJECTION DU BACILLUS LACTIS AEROGENES PROVENANT DU CAS N° 6.

Le 22 mai nous injectons dans le rein d'un chien de 5600 gr. un centimètre cube d'une émulsion laiteuse du bacille en question cultivé sur agar. Le premier jour, le chien fut fortement abattu et refusa toute nourriture. Il avait également une légère augmentation de la température. Le 27 il commença à manger, le 28 il avait repris en partie sa vivacité ordinaire. Nous le tuâmes par chloroformisation le 30.

| | ASPECT | RÉACTION | EXAMEN MICROSCOPIQUE | RÉSULTATS DES CULTURES SUR AGAR |
|---|---|---|---|---|
| 22 mai | urines troubles (6 h. après l'opération) | acide | nombreux bâtonnets ; quelques globules de pus | bacillus lactis aerogenes |
| 23 » | troubles | idem | les bâtonnets diminuent | idem |
| 26 » | idem | idem | bâtonnets et rares globules de pus | idem |
| 29 » | | idem | assez peu de bâtonnets ; une vingtaine par champ microscopique | idem |

A l'autopsie, *les organes urinaires ne présentent rien de particulier*, sauf peut-être un peu de congestion de la vessie. *Les urines présentent un trouble très léger*, et des cultures en plaques, faites avec une seule anse du fil de platine, donnèrent des colonies très serrées, aussi bien celles faites avec les urines des deux bassinets que celles faites avec les urines de la vessie.

Cette expérience montre que le bacille aérogène est aussi impuissant à provoquer par lui seul une cystite, que les autres organismes étudiés par Bumm, Rovsing, Albarran et Hallé. Car il nous est impossible de considérer comme signes inflammatoires la congestion douteuse de la vessie et les rares globules de pus trouvés dans les urines; ceux-ci du reste peuvent avoir une tout autre origine et provenir d'une balanopostite, affection si fréquente chez le chien. D'un autre côté, l'expérience II nous montre encore une fois la ténacité avec laquelle le bâtonnet s'implante dans les voies urinaires; par là, il se distingue des autres organismes injectés par Bumm et Rovsing.

### *Expérience III.*

INJECTION DU BACILLE AÉROGÈNE AVEC LIGATURE PROVISOIRE DE L'URÈTHRE.

Elle fut faite le lendemain de l'expérience II avec la même culture, plus vieille par conséquent d'un jour, mais injectée à dose moitié moindre. De plus, elle fut suivie d'une ligature temporaire du canal de l'urèthre, qui fut laissée en place pendant 24 heures. L'animal, très abattu au début, ne présentait plus de trouble de la santé générale le jour où il fut sacrifié par chloroformisation.

| | ASPECT | RÉACTION | EXAMEN MICROSCOPIQUE | CULTURES SUR AGAR |
|---|---|---|---|---|
| 24 mai | urines troubles | | Beaucoup de bâtonnets, pas de dépôt | cultures caractéristiques du bacillus aerogenes |
| 25 » | idem | acide | Bâtonnets, quelques globules de pus, pas de dépôt | idem |
| 26 » | | idem | | |
| 27 » | transparentes | idem | Bâtonnets, globules de pus rares | idem |
| 30 » | légèrem. troubles | idem | Idem | idem |

*Autopsie. Rien de particulier du côté des reins. Vessie peut-être légèrement congestionnée.* Les urines renferment bon nombre de bacilles; on peut facilement en compter une centaine par champ microscopique, on les trouve même par ci par là formant de petits amas.

Les cultures en plaque de gélatine avec une anse de l'urine des deux bassinets et de la vessie fournissent un développement pur et très serré de colonies du *bacillus lactis aerogenes*.

Dans cette expérience, la ligature n'a pas eu d'effet bien marqué sur les suites de l'injection; la seule différence à noter avec l'expérience précédente est la présence d'un nombre plus considérable de bacilles au moment de la mort, constaté par le microscope et par le développement sur plaques.

Le bacille aérogène peut ainsi rester longtemps dans les voies urinaires. En nous fondant sur certaines expériences non relatées ici, nous avons des motifs pour croire qu'on peut l'y retrouver en quantité notable deux mois après l'injection, sans qu'il donne lieu à des troubles manifestes du côté des voies urinaires.

Cette tolérance de l'organisme de chien nous paraît concorder avec les faits observés chez l'homme, où d'habitude le bacille ne provoque pas de cystite proprement dite.

Quelle est la cause de cette innocuité relative? La principale doit être cherchée dans l'absence de décomposition de l'urée. Si le bacille aérogène se rencontre seul dans les voies urinaires, il ne rend pas les urines alcalines; du moins c'est la règle. C'est aussi l'avis d'Albarran et Hallé. Comme ils l'avancent eux-mêmes au début de leur travail (p. 311), les urines qu'ils avaient examinées étaient presque toujours acides au moment de l'émission.

C'est également ce qui résulte de nos observations sur l'homme, et jamais, même après plusieurs jours de couveuse, nous n'avons vu les urines ensemencées avec cet organisme devenir alcalines.

Pour être fixé tout à fait sur la question de savoir si le bacille aérogène hydrate l'urée, nous nous sommes adressé au savant qui jouit certainement de la plus grande autorité sur ce sujet, à M. Miquel, de l'observatoire de Montsouris, et nous lui avons envoyé une culture sur gélatine en le priant de bien vouloir la cultiver sur l'urée. M. Miquel, avec une obligeance extrême, eut la bonté de nous répondre, dès réception de la culture, qu'il ne croyait pas que notre bacille fut un ferment de l'urée, à cause de son déve-

loppement abondant en surface. Sa prévision se vérifia, car, une quinzaine de jours plus tard, M. Miquel put nous annoncer que le bacille en question n'attaque pas l'urée.

Le bacille aérogène ne peut donc pas engendrer du carbonate d'ammoniaque dans les urines ni, par conséquent, donner naissance à un produit irritant, corrosif même, qui joue un si grand rôle dans les cystites produites par le staphylocoque pyogène, le streptocoque pyogène et d'autres organismes. On ne peut en douter, c'est grâce à cette impuissance du bacille que l'organisme parvient à le tolérer souvent pendant fort longtemps, sans que l'appareil urinaire soit le siège de lésions notables.

On doit admettre que d'autres causes interviennent également pour neutraliser la puissance pathogène du bacille; tel, le lavage continu du système urinaire par les produits de la sécrétion rénale; telle, l'alimentation peu riche que les urines présentent au développement du microbe.

Le bacille aérogène ne doit pourtant pas être considéré comme un hôte absolument inoffensif. Il est doué de propriétés virulentes remarquables, et qui sont de deux sortes : des propriétés pyogènes et des propriétés toxiques. Les expériences d'Escherich, d'Albarran et de Hallé et les nôtres ne laissent aucun doute à cet égard et, dès à présent, on peut assurer que le bacille aérogène joue un rôle important dans les complications qui surviennent chez les urinaires.

Albarran et Hallé ont vu, chez des malades dont les urines contenaient le bacille, survenir des accidents infectieux suraigus : frissons violents et répétés, fièvre vive, dyspnée, suivis de mort dans un court espace de temps. Il est intéressant de noter que ces symptômes se sont montrés à la suite d'interventions opératoires, même légères.

En outre, ils ont observé deux cas foudroyants dans lesquels, la bactérie existant à l'état de pureté dans l'urine, la mort survint en moins de quarante heures à la suite de l'uréthrotomie, externe dans un cas, interne dans l'autre. Dans ces deux cas, où les lésions rénales, débutant à peine, se traduisaient à l'œil par une congestion interne, le parenchyme des reins, le sang, le foie, la rate contenaient à l'état de pureté la bactérie infectieuse.

Ces accidents doivent sans aucun doute être mis en parallèle avec l'intoxication produite par l'injection des cultures aux animaux et décrite par Escherich, Albarran et Hallé et nous-même.

Mais, outre l'intoxication générale, le bacille aérogène produit des suppurations dans l'appareil urinaire et dans son voisinage. Albarran et Hallé

l'ont trouvé à l'état de pureté dans deux abcès péri-uréthraux, un abcès périnéphritique, un cas de pyonéphrose et seize cas de néphrite consécutive à une infection ascendante du système urinaire. Dans 12 de ces cas, les reins étaient farcis de petits abcès miliaires; dans les quatre restants, l'inflammation était diffuse, sans collection purulente.

Grâce à l'obligeance de M. le docteur Guermonprez de la faculté catholique de Lille, nous avons pu observer un cas d'abcès multiples des reins, avec lesquels nous avons fait des cultures. Voici, aussi résumés que possible, les renseignements qui nous ont été fournis par le professeur de Lille. C'est aussi à lui que nous devons d'avoir pu faire l'autopsie du sujet.

Homme de 66 ans, présentant des troubles intestinaux, des vomissements, une soif intense, et une incontinence nocturne d'urines remontant à 8 mois environ. Le jet de l'urine est moins lancé depuis 10 ans et il existe, depuis la même époque, une sensation de gêne dans la région prostatique. Dans les premiers jours de mai, une aggravation survint et le malade mourut après quelques jours.

Ces renseignements trahissent, à ne point en douter, un prostatique.

*Autopsie* pratiquée 8 heures après la mort. Elle ne put porter que sur le système urinaire.

*Urines*, fortement troublées, laissant un dépôt abondant, purulent.

*Vessie*, fortement dilatée, parois épaisses, à colonnes; muqueuse injectée, excoriée par places, présentant des suffusions hémorrhagiques. Par endroits la muqueuse fait hernie entre les colonnes musculaires.

*Prostate*, de la grandeur d'une pomme. L'hypertrophie porte surtout sur les lobes latéraux.

*Uretères* et bassinets fortement injectés.

*Reins*. A l'extérieur, nombreuses taches jaunes, dont quelques-unes sont ramollies et laissent écouler à l'incision une ou plusieurs gouttes de pus. Divisés longitudinalement en deux, ils présentent le type de la néphrite rayonnante. Stries jaunes, allant des papilles à la surface du rein et alternant avec des parties paraissant saines.

L'examen microscopique portant sur le contenu de la vessie et des bassinets, ainsi que sur le pus de différents abcès, y démontra l'existence de bâtonnets, et les ensemencements fournirent le bacille aérogène à l'état de pureté. C'est même avec les colonies provenant de ce cas que furent instituées la plupart de nos expériences comparatives avec le même bacille isolé des selles.

Hallé a décrit un cas semblable au nôtre et dont il a été fait mention dans notre introduction historique. Albarran et Hallé en ont observé un certain nombre. De plus, quand on parcourt dans les traités d'anatomie pathologique, le chapitre qui a trait aux néphrites suppuratives, on y trouve souvent mentionnée l'existence dans le pus d'un bacille, mais sans indication sur les caractères de ses cultures et sur ses propriétés pathogènes. Il est probable qu'il s'agit dans ces descriptions du bacille aérogène, et que les travaux futurs sur ce sujet ne feront que mettre davantage en lumière le rôle capital joué par cet organisme dans les néphrites suppuratives ascendantes.

De nouvelles recherches devront aussi expliquer pourquoi, après avoir végété souvent pendant longtemps dans le système urinaire sans produire d'altérations notables, le bacille acquiert tout d'un coup un pouvoir virulent qui lui donne la suprématie sur l'organisme humain.

Enfin, il est peut-être un autre phénomène qu'il faudra mettre sur le compte du bacille aérogène; c'est la fermentation des urines dans la vessie. Ce phénomène s'observe quelquefois chez les diabétiques, et donne lieu à une miction entrecoupée d'évacuations gazeuses.

Un de ces cas a été étudié par Müller (Berl. klin. Woch., 1889, p. 889). Le gaz était inodore et composé de beaucoup d'hydrogène, de peu d'azote, et de traces d'acide carbonique et de méthane.

Guiard a publié quatre observations du même genre; dans l'une, l'urine au moment de l'émission moussait comme du champagne. C'est exactement le phénomène qui se produit quand on agite brusquement les cultures du bacille aérogène dans le bouillon sucré. Dorénavant, dès que des cas de fermentation intravésicale se présenteront à l'observation, il sera nécessaire de procéder à une étude comparative du bâtonnet décrit par Müller, avec le bacille des matières fécales de l'enfant au sein. Nous sommes convaincu que l'on reconnaîtra leur identité.

Avant de terminer nous tenons à faire quelques remarques sur la classification des cystites.

Guyon (1) les divise comme il suit :

1. *Cystite blennorrhagique.*
2. *Cystite tuberculeuse.*
3. *Cystite calculeuse.*
4. *Cystite des rétrécis.*
5. *Cystite des prostatiques.*
6. *Cystite des néoplasiques.*
7. *Cystite chez la femme.*
8. *Cystite douloureuse.*
9. *Cystite membraneuse.*

(1) Guyon : *Leçons cliniques sur les affections chirurgicales de la vessie et de la prostate.* Paris, 1888, p. 608-974.

Rovsing (1) a déjà fait ressortir les côtés défectueux de cette division, et il en proposa une autre basée sur les propriétés pathogènes des différents organismes qu'il a isolés dans la cystite.

Il établit d'abord deux groupes primordiaux :

A. Celui des *cystites catarrhales*.

B. Celui des *cystites suppuratives*.

Les cystites catarrhales sont produites par des microbes non pyogènes. Tous ces organismes jouissent de la propriété de transformer l'urée en carbonate d'ammoniaque et communiquent par conséquent aux urines une réaction alcaline.

Contrairement aux cystites catarrhales, les cystites suppuratives ne rendent pas toujours les urines alcalines ; tantôt elles restent acides, tantôt elles bleuissent le tournesol, et cette différence dépend de la nature du bacille qui provoque l'inflammation. C'est pourquoi Rovsing divise les cystites suppuratives en deux nouveaux groupes.

Le premier groupe comprend les inflammations produites par les organismes qui ne s'attaquent pas à l'urée ; les urines abandonnent, à la vérité, un dépôt purulent, mais elles restent acides. D'après Rovsing, le seul organisme capable de provoquer cette sorte de cystite est le bacille de la tuberculose, et il fait le terme *cystite tuberculeuse* synonyme de *cystite suppurative acide*.

Le second groupe comprend les cystites dues aux organismes pyogènes qui transforment l'urée en carbonate d'ammoniaque. Ils donnent lieu à la *cystite suppurative ammoniacale*.

Le tableau suivant fait mieux comprendre la classification proposée par Rovsing.

| | | | |
|---|---|---|---|
| Organismes | non pyogènes . . . . . | | *Cystite catarrhale.* |
| | pyogènes | Ne décomp. pas l'urée : Bac. de la tuberc. | *Cystite purulente acide ou tubercul.* |
| | | Décomposant l'urée . . . . | *Cystite purulente ammoniacale.* |

La classification proposée par Rovsing est la seule rationnelle, car elle se base sur les propriétés pathogènes des agents infectieux, lesquelles impriment nécessairement leur caractère spécial à chaque sorte de cystite. Aussi mérite-t-elle incontestablement, à notre avis, la préférence sur celle de Guyon. En suivant la nomenclature de Rovsing, il sera du reste toujours

(1) Rovsing : Loc. cit.

possible de formuler le diagnostic encore plus exactement, en ajoutant au diagnostic anatomique, l'indication de la cause prédisposante. Ainsi on dira : cystite catarrhale consécutive à un rétrécissement du canal de l'urèthre; cystite suppurative ammoniacale consécutive à la présence d'un calcul. Plus tard, quand on aura appris à connaître plus exactement les propriétés pathogènes, générales et locales, des différents germes, on trouvera peut-être utile, pour synthétiser plus exactement l'état du malade, d'introduire dans l'énoncé du diagnostic le nom des organismes que l'on trouve dans un cas donné, et du même coup on aura résumé non seulement avec plus d'exactitude la situation présente, mais on aura porté une partie du pronostic.

Nous adoptons donc pleinement la base de la classification proposée par Rovsing, mais à condition de la modifier. Cet auteur ne connaît en fait d'organisme ne décomposant pas l'urée, que le bacille de la tuberculose. A cet égard il se trompe sûrement, car l'un des microbes le plus fréquemment rencontré dans les infections urinaires, est bien le bacille du lait aérogène. Or, nous l'avons vu, il laisse l'urée intacte. Nous pouvons nous appuyer à ce sujet sur le témoignage de M. Miquel. Il faudra donc introduire une subdivision dans sa classe des cystites purulentes acides, et y placer, à côté de la cystite tuberculeuse, la cystite due au bacille aérogène. Les grandes lignes de la classification deviennent alors les suivantes :

Cystite { catarrhale. / purulente { acide { Bacille de la tuberculose. / Bacille du lait aérogène. / ammoniacale.

## CONCLUSIONS.

I. On rencontre dans les cystites, comme les travaux de plusieurs auteurs l'ont du reste déjà établi, plusieurs espèces de microorganismes.

II. Si nous faisons abstraction du bacille de la tuberculose, les plus importants sont le *staphylocoque* et le *streptocoque pyogènes* et le bacille décrit par Albarran et Hallé sous le nom de *bactérie pyogène*.

III. Dans un cas donné de cystite, on peut rencontrer une seule espèce, ou plusieurs espèces de microbes, mais comme Rovsing l'a déjà fait ressortir, le nombre d'espèces distinctes est toujours peu élevé. Il semble rarement dépasser le chiffe 3.

IV. Le *staphylocoque* et le *streptocoque pyogènes* donnent lieu à des cystites franchement purulentes. Les urines ont souvent une réaction alcaline, qui est due à l'action exercée par ces organismes sur l'urée (transformation en carbonate d'ammoniaque).

V. Albarran et Hallé considèrent avec raison leur *bacille pyogène* comme étant l'agent infectieux le plus important des voies urinaires.

VI. Cet organisme n'attaque pas l'urée. Il laisse par conséquent les urines acides et c'est pour ce motif que dans beaucoup de cas il est toléré pendant longtemps, sans réaction locale ou générale marquée.

VII. Cet organisme n'est autre que le *bacillus lactis aerogenes* (Escherich), que l'on rencontre dans les selles des enfants élevés au sein. Une comparaison minutieuse des propriétés morphologiques, physiologiques et pathogènes ne laisse persister aucun doute sur cette identité. Des différences légères le séparent du *bacillus coli communis*.

VIII. Le *bacille pyogène* ou *bacillus lactis aerogenes* est le même organisme qui a été décrit par Clado sous le nom de *bactérie septique de la vessie*, et par Rovsing sous les noms de *coccobacillus ureæ pyogenes* et de *coccobacillus ureæ non pyogenes*. On doit le considérer comme identique à plusieurs des espèces décrites par Doyen.

IX. Injecté dans l'appareil urinaire des chiens, il produit des troubles généraux et une altération des urines (présence de globules de pus). Mais ces symptômes sont transitoires et après quelques jours, tout signe morbide a disparu. Les bâtonnets continuent pourtant à pulluler et à se maintenir dans l'appareil urinaire, aussi bien dans la vessie que dans les bassinets. Il existe ainsi chez le chien, une certaine tolérance que l'on peut comparer à celle que l'on observe chez l'homme dans certains cas.

X. Le *bacillus lactis aerogenes* paraît très répandu. On le rencontre aussi bien dans l'urine abandonnée dans un vase, que dans celle qui imbibe le linge des individus atteints d'incontinence.

XI. Il paraît être la cause des mictions gazeuses observées quelquefois chez les diabétiques.

Dans les recherches que nous venons d'exposer, nous avons été aidé des conseils et de l'expérience de M. le professeur Denys; qu'il nous soit permis de lui présenter ici l'expression de notre gratitude.

# EXPLICATION DE LA PLANCHE.

Différentes cultures du bacille des urines ou bacille du lait aérogène.

FIG. **1**. Culture d'urine de cystite sur agar incliné, après une nuit de couveuse. Colonies arrondies du bacille du lait aérogène.

FIG. **2**. Idem, mais colonies plus grandes. Dans le fond, elles confluent en une membrane.

FIG. **3**. Idem, colonies plus grandes encore, également après une nuit de couveuse.

FIG. **4**. Culture piquée sur agar du même bacille, après un jour de couveuse. A la surface, enduit mince, blanc et qui s'étend jusqu'aux parois du tube. *a*, strie formée par la culture; *b*, bulles gazeuses. En *c*, la colonne d'agar est coupée en tronçons par le développement gazeux.

FIG. **5**. Culture par piqûre sur gélatine du même bacille. Développement épais et circonscrit, en tête de clou.

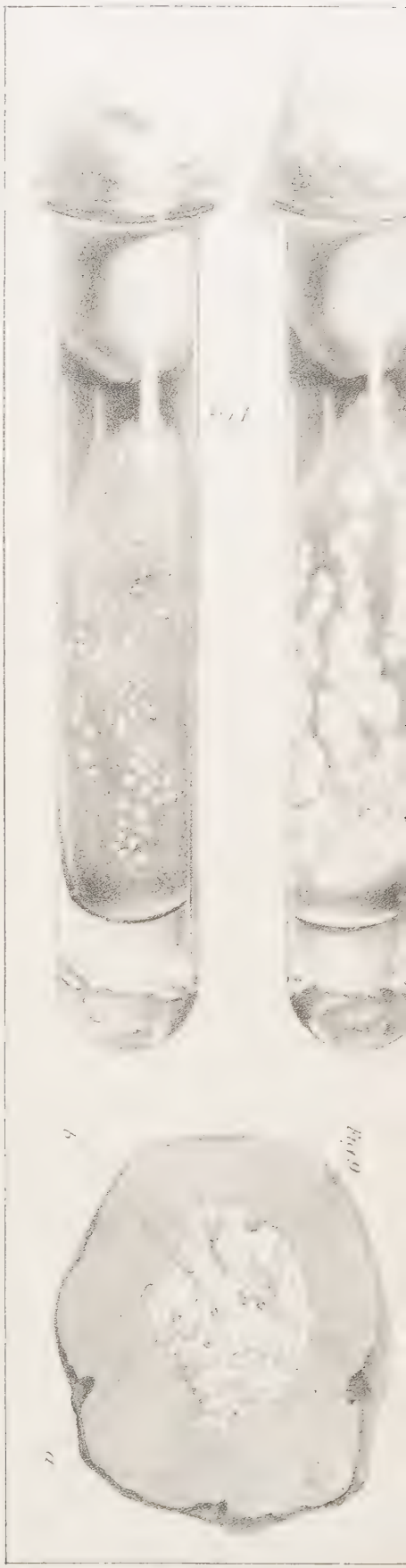
FIG. **6**. Idem. Développement sous forme d'un enduit mince s'étendant jusqu'à la paroi du tube.

FIG. **7**. Idem. Développement circonscrit; surface couverte de crêtes.

Les FIG. **5**, **6** et **7** ont été dessinées d'après des cultures de même origine, mais venues sur gélatine variant légèrement de composition.

FIG. **8**. Culture de 4 jours sur gélatine inclinée. Couche épaisse, à bords un peu crénelés. Elle reproduit le type ordinaire du mode de développement.

FIG. **9**. Culture du bacille des urines sur pomme de terre, arrivée à son complet développement. La culture recouvre une grande partie de la surface, ses bords sont crénelés et l'on voit à sa surface de petites ampoules, *a*, formées par le développement de gaz. Plusieurs de ces ampoules sont crevées, *b*, et ressemblent à de petits cratères.



L. Van Aken ad nat. del. et lith.

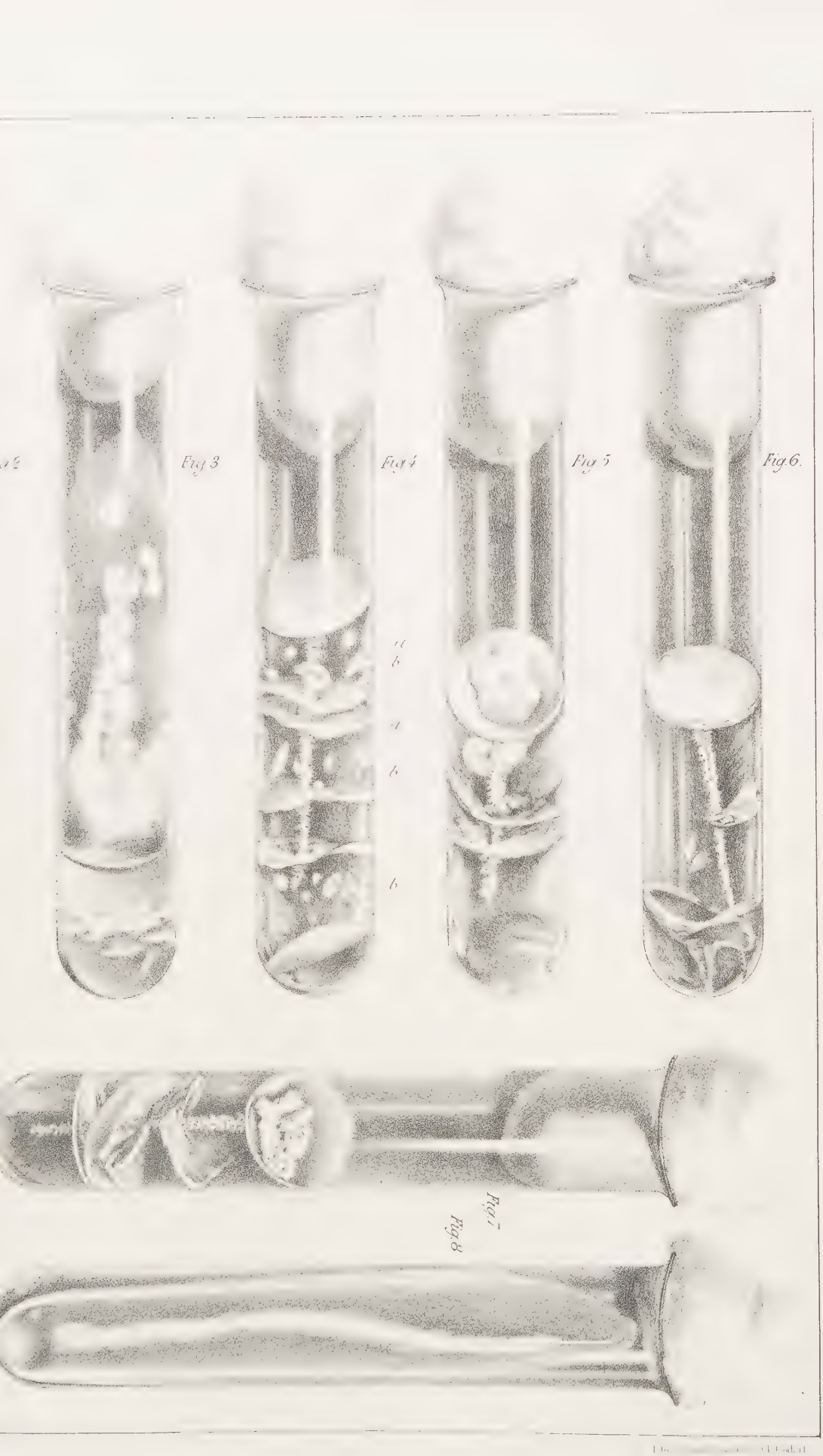


Fig 3
Fig 4
Fig 5
Fig 6
a
b
d
b
b
Fig 7
Fig 8

# LES ORGANES CILIÉS

DES

# HIRUDINÉES

## I. L'organe cilié du genre NEPHELIS.

PAR

H. BOLSIUS, S. J.

PROFESSEUR AU COLLÈGE DES PÈRES JÉSUITES A LOUVAIN.

(*Mémoire déposé le* 21 *juillet* 1891).

# LES ORGANES CILIÉS DES HIRUDINÉES.

## INTRODUCTION.

Dans notre dernier mémoire sur les organes segmentaires des hirudinées (1), nous avons annoncé une étude sur certains organes ciliés qu'on y a signalés, et que la plupart des auteurs ont considérés comme des appareils terminaux de ces organes. Ces appareils ciliés, suivant les idées admises jusqu'ici, seraient donc les homologues des entonnoirs ciliés des chétopodes.

Nous nous sommes proposé, avant tout, de vérifier si ces productions sont réellement les appareils terminaux des glandes segmentaires. Les recherches minutieuses auxquelles nous nous sommes livré dans ce but, nous ont permis non seulement d'arriver à une conclusion sur ce fait, mais encore de donner une description complète et détaillée de ces singuliers organes.

Nous avons tenu à traiter d'abord du genre *Nephelis*. C'est, en effet, dans cet animal que Von Siebold a découvert les organes ciliés ; c'est encore sur la *Nephelis* que Leydig entreprit plus tard les observations qui le conduisirent à les déclarer appareils terminaux des organes segmentaires.

Nos recherches dans cette matière ont porté sur la *Nephelis vulgaris*, la *Nephelis atomaria* et la *Nephelis testacea*. Nulle différence marquée ne s'est présentée dans les organes ciliés de ces trois espèces. C'est pourquoi nous les traitons à la fois sous le nom générique de *Nephelis*, sans mentionner séparément les espèces. Tout ce que nous dirons s'applique à toutes les trois indifféremment.

Les autres sangsues d'eau douce nous ont fourni également d'intéressantes observations que nous publierons prochainement.

(1) H. Bolsius, S. J. : *Nouvelles recherches sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées;* La Cellule, t. VII, fasc. 1.

## HISTORIQUE.

Von Siebold (1) signala le premier dans la *Nephelis* des organes énigmatiques pourvus de cils vibratiles. Leur nature lui était entièrement inconnue, comme il l'avoue franchement; il ne fait que constater leur présence. Leur forme est décrite aussi, quoique très brièvement : ce sont des organes présentant la forme de rosaces.

Cette relation de Von Siebold est exacte; il ne fait que constater un fait réel, laissant à d'autres le soin de fixer la signification de sa découverte.

En 1849, Fr. Leydig (2), marchant sur les traces de Von Siebold, retrouva lui aussi ces organes dans la *Nephelis*. Mais, en même temps il publia une nouvelle observation chez la *Clepsine*, où il existe également une production analogue, munie de cils vibratiles. Leydig avoue n'avoir pas encore trouvé la signification de ces appareils.

Le fait, cette fois encore, est proclamé purement et simplement.

Mais en 1852 et 1854, Leydig (3) donna plus de développement à ses idées sur ces merveilleuses formations. Grâce à des recherches soutenues et précises, la nature de ces organes s'est dévoilée à ses regards. Il est arrivé à la conviction que ces parties ciliées *ne sont pas des organes indépendants* à fonction propre et complète. Au contraire, ces formations sont des dépendances des organes segmentaires, des *entonnoirs* de forme originale et compliquée, constituant le bout terminal supérieur des canaux segmentaires.

Cette assertion du savant allemand constituait un premier pas dans une voie, où beaucoup d'autres allaient le suivre plus tard. Nous verrons si ce pas fut heureux.

En 1857, Leydig (4) publia son manuel d'histologie. Il y rassembla tout ce qu'il avait dit antérieurement sur les entonnoirs et mit sur la même ligne les terminaisons ciliées des organes segmentaires des *turbellariés*, des *trématodes*, des *cestodes*, des *lumbricidés* et des *hirudinées*. Tous ces animaux, écrit-il, ont des entonnoirs qui surmontent l'organe segmentaire. Ces entonnoirs sont de conformation très variée chez les différents genres. Mais partout Leydig les trouve à l'origine du canal segmentaire. Il est forcé

(1) Von Siebold : *Vergleichende Anatomie*, 1848.
(2) Fr. Leydig : Berichten der zootom. Anstalt in Würzburg, 1849.
(3) » Arch. für Anat. u. Physiol., 1852. — Zeitschr. für wiss. Zool., 1854.
(4) » *Histologie des Menschen und der Thiere*, 1857.

d'avouer que, jusque-là, ni lui, ni personne, ne les a constatés chez les hirudinées proprement dites, l'*Aulastomum*, l'*Hirudo medicinalis*, etc.; mais l'analogie existant dans le règne animal le conduit à proclamer que ces entonnoirs doivent exister aussi chez ces animaux.

Toutefois, en 1865 (1), la valeur de l'analogie est trouvée en défaut par Leydig lui-même. Après avoir rappelé sa phrase de 1857, par laquelle il désirait évidemment s'assurer la priorité quant aux organes ciliés surmontant les canaux segmentaires chez les grandes hirudinées, il écrit : » Aujourd'hui je suis convaincu que chez l'*Hirudo* (Sanguisuga) et l'*Aulas-* » *tomum* (Hæmopis) l'*ouverture* (c'est-à-dire l'entonnoir) *manque* réellement; » ces deux genres s'accordent en cela avec le *Chætogaster*, chez lequel..... » l'ouverture en question fait pareillement défaut, sans doute. « Pour la *Clepsine* et la *Nephelis* néanmoins il maintient l'existence des entonnoirs des organes segmentaires, ainsi que dans beaucoup d'autres espèces.

En 1870, C. Gegenbaur (2), que nous citons d'après la traduction de C. Vogt en 1874, se fait l'écho des idées de Leydig. Il soutient l'existence des entonnoirs chez les *hirudinées* comme chez les *annélides* et beaucoup d'autres genres. Seulement, il indique une exception au sujet de *quelques hirudinées*, qui ne sont pas pourvues d'entonnoirs; et dans le texte une parenthèse indique comme exemple : l'*Hirudo*.

En 1878, C. Withmann (3), dans un mémoire cité partout avec grand éloge, décrit les entonnoirs existant déjà dans l'embryon de la *Clepsine*, et persistant dans l'état adulte de cet animal.

C. K. Hoffmann (4) publia, en 1880, un mémoire sur la structure et le développement des hirudinées. Pour la question des entonnoirs, il se borne à la seule *Clepsine complanata*. L'auteur avoue n'avoir que peu ou point de données sur la genèse de ces formations, pas plus que sur leur fonctionnement. Hoffmann ne peut point confirmer les idées de Withmann sur l'existence des entonnoirs dans l'embryon de *Clepsine*. Jamais, dit-il, je n'ai eu la bonne fortune de les voir. Par contre, il les trouve dans les individus plus développés. Mais ici son texte et ses dessins indiquent un nouveau détail. La partie réputée entonnoir n'est pas appliquée immédiatement sur l'extrémité du corps segmentaire; loin de là! Il y a entre les

(1) Fr. Leydig : Archiv für mikr. Anatomie, 1865.

(2) C. Gegenbaur : *Manuel d'anatomie comparée*, 1870. (Édition française, 1874.)

(3) C. Withmann : *The Embryologie of Clepsine;* Quart. Journ. of micr. sc., t. XVIII, 1878.

(4) C. K. Hoffmann : *Unters. üb. d. Bau und d. Entw. der Hirudineen*, Haarlem, 1880.

deux une grande poche, une cavité énorme. C'est seulement à l'autre extrémité de cette cavité que se trouverait l'ouverture du canal segmentaire. Hâtons-nous de dire que HOFFMANN avoue n'avoir jamais observé directement la communication immédiate de la cavité, — par conséquent moins encore de l'entonnoir —, avec le canal segmentaire; mais, dit-il, il faut cependant qu'elle existe, puisque cette merveilleuse formation est bien certainement l'entonnoir de l'organe segmentaire, ainsi que LEYDIG l'a proclamé.

En la même année 1880, A. G. BOURNE (1) donne la description anatomique la plus détaillée qui existât jusque là des organes segmentaires de l'*Hirudo*. Il n'y trouva pas d'entonnoir d'accord en ceci avec LEYDIG et GEGENBAUR. Bientôt cependant nous verrons le savant anglais changer d'avis.

En 1881, A. LANG (2) communique une étude comparative des *plathelminthes* avec des *cœlentérés* et des *hirudinées*. Sur la question des organes segmentaires, il est d'avis que ce ne sont pas seulement quelques espèces, mais la plupart des *gnatobdellides* ou hirudinées à mâchoires qui sont dépourvues d'entonnoirs. Malheureusement, il ne définit pas plus exactement quelles sont les espèces qui, d'après lui, en possèdent. Pour les *rhynchobdellides* ou hirudinées à trompe, il affirme l'existence des entonnoirs des organes segmentaires.

En 1883, Osc. SCHULTZE (3) constate seulement qu'il ne trouve pas d'entonnoir à l'extrémité des organes segmentaires chez les grandes hirudinées qu'il a examinées. Il n'en trouve pas non plus chez la *Clepsine complanata*. La *Clepsine bioculata* est la seule chez laquelle il croit en avoir constaté, et il en donne même une représentation.

La même année 1883, VEJDOVSKY (4) se prononce ouvertement sur l'absence d'entonnoirs à l'extrémité de l'organe segmentaire pour toutes les espèces examinées par lui. Cette partie ferait donc défaut chez la *Nephelis*, les *Clepsine* et les *Hemiclepsis*. A la page 48, il exprime un sentiment diamétralement opposé à celui d'HOFFMANN. Celui-ci ne trouve pas l'entonnoir dans l'embryon de *Clepsine* comme WITHMANN, mais à l'état adulte seulement; VEJDOVSKY, au contraire, ne le trouve jamais chez les adultes, mais il accorde toutefois qu'il existe *peut-être* dans l'embryon.

(1) A. G. BOURNE : *On the Structure of the Nephridia of the medicinal Leech*; Quart. Journ. of micr. sc., vol. XX, 1880.

(2) A. LANG : Mittheil. d. zool. Stat. Neapel, 1881.

(3) Osc. SCHULTZE : Arch. f. mikr. Anat., 1883.

(4) FR. VEJDOVSKY : *Excresni soustava hirudinei*, 1883.

En 1884, A. G. Bourne (1) reprend l'étude de l'extrémité supérieure des organes segmentaires dans un grand nombre d'hirudinées tant de mer que d'eau douce. Par rapport à ces dernières, qui font à elles seules l'objet de nos recherches, il constate cette fois des entonnoirs dans toutes les espèces.

A l'encontre de Leydig, de Gegenbaur, de Lang, d'Osc. Schultze et de ses propres indications de 1880, il trouve et il figure un entonnoir à l'organe segmentaire de l'*Hirudo medicinalis*.

Contrairement à Schultze et à Vejdovsky, il en voit et en dessine pareillement dans la *Nephelis* et la *Clepsine complanata*.

Bourne est donc le seul à en trouver partout. Il les décrit et les figure; mais, au grand regret du lecteur intéressé dans le débat, il ne représente nulle part d'une façon précise la communication des canaux segmentaires avec cet entonnoir terminal. Il ne fait qu'affirmer cette communication et la prouve aussi peu que tous ses devanciers. Pour la *Pontobdella* seule il donne une figure aussi nette et explicite que le texte; là seulement on constate (fig. 53, op. cit.) la continuité qui devrait exister entre l'ampoule, dont nous parlions chez la *Clepsine*, et le canal segmentaire.

En 1885, M. Nussbaum (2) reproche à Osc. Schultze d'avoir mal observé les détails de l'organe segmentaire chez la *Clepsine complanata*. Schultze, comme nous le disions, ne trouvait pas d'entonnoir dans cette espèce; Nussbaum déclare l'avoir vu très souvent; il est même aisé de le trouver, dit-il, et il s'étonne beaucoup de ce que Schultze ait pu ne pas l'apercevoir.

Cette année même, 1891, après la réception de notre dernier mémoire, le Professeur Fr. Vejdovsky nous a communiqué par lettre quelques détails sur la question des entonnoirs. En date du 14 avril, il nous écrit : « .....
» Quant aux entonnoirs ciliés, je me hâte de vous communiquer que, dans
» les nephridia des rhynchobdellides, ils font complétement défaut, même
» dans les stades très jeunes. Dans les embryons de forme ovoïde on ne
» trouve que des « Trichterzellen », mais nullement les *entonnoirs* (Trich-
» ter, Nephridiostomen). »

Nous insérons dès à présent cette communication du savant professeur de Prague, nous réservant d'y recourir plus tard, quand nous traiterons des *Hemiclepsis* et des *Clepsine*.

(1) A. G. Bourne : *Contributions to the Anatomy of the Hirudinea;* Quart. Journ. of micr. sc., vol. XXIV, 1884.

(2) M. Nussbaum : *Recherches sur l'organogénie des Hirudinées*; Arch. slaves de biol., 1885.

## MÉTHODES.

Ici, comme dans notre étude du corps segmentaire en général, nous avons employé avant tout la méthode des séries de coupes microtomiques. Nous dirons même que les collections de coupes qui ont servi à nos précédentes recherches, nous ont fourni en grande partie les matériaux de celles que nous publions aujourd'hui. La *Nephelis testacea* et la *Nephelis atomaria*, que nous avons trouvées il y a peu de temps, ont été préparées absolument de la même manière que la *Nephelis vulgaris*.

Nous rappelons à cette occasion que les sections sont toutes pratiquées, non pas dans des organes extirpés, mais dans des individus préparés en entier. Cette méthode est la seule recommandable, tant à cause de la délicatesse des organes que des difficultés de la dissection. Les tiraillements inévitables non seulement rendent les organes méconnaissables, mais altèrent encore les rapports qu'ils affectent entre eux; et, au point de vue qui nous occupe, la conservation de ces rapports est d'une nécessité absolue, ainsi qu'on pourra le constater plus loin.

Néanmoins, dans l'étude de la structure des organes ciliés, les extirpations et les dissociations n'ont pas été négligées. Nous les avons employées à titre de contrôle et de vérification, dans le but de constater que ce que nous déduisons de l'étude des séries de coupes répond bien à la structure et à la forme de l'organe frais.

Dans les cas de dissociations, c'est le vert de méthyle surtout que nous avons employé comme colorant. La méthode et les moyens de coloration pour les matériaux à couper au microtome ont été indiqués dans nos précédents mémoires. Ajoutons seulement que, sur des coupes d'individus préparés au nitrate d'argent à 2 % (voir *La Cellule*, t. V, p. 375) et enrobés depuis deux ans, le carmin alcoolique de Mayer et le carmin d'indigo en solution aqueuse ont donné des colorations intenses et électives pour certains tissus, mais pas spécialement pour les noyaux.

### I. Indications préliminaires.

*Situation des organes ciliés.*

Ils sont disposés en deux séries longitudinales occupant chacune un côté du corps. On peut constater ce fait en jetant un regard sur nos FIG. **1**, **2** et **3**.

La première représente la section longitudinale latérale d'un jeune individu tout entier. On y voit en *CC* les organes ciliés se succédant de distance en distance, depuis la partie antérieure de l'ovaire, *OV*, jusqu'aux environs de l'extrémité postérieure de l'animal. Chaque segment ou métamère comprend chez la *Nephelis* cinq anneaux externes, et contient, de chaque côté de la ligne médiane, deux cavités assez spacieuses, *C*, situées l'une derrière l'autre. De ces deux cavités l'antérieure en général contient un organe cilié suspendu à sa paroi.

Telle est la répartition de ces productions dans l'organisme.

*Forme générale et rapports immédiats.*

L'organe cilié revêt la forme d'une couronne composée d'un nombre restreint de lobes vibratiles assez saillants.

Nos FIG. **3-28** donneront au lecteur une idée très exacte, tant de la couronne dans son ensemble que de la forme souvent étrange des lobes qui la constituent.

Il est naturellement en rapport avec la paroi de sa capsule; mais, loin d'y être solidement fixé, il est simplement suspendu par des cellules allongées, et, selon toute apparence, il doit jouir d'une grande mobilité, FIG. **5, 9, 14**.

Ces notions générales acquises, le lecteur pourra nous suivre aisément dans la description détaillée que nous allons faire de l'*organe cilié lui-même*, puis de *la capsule qui le contient*.

## II. Description de l'organe cilié.

### § 1. FORME EXTÉRIEURE.

Nous l'étudierons d'abord dans les animaux jeunes, pris au sortir du cocon, ou peu de temps après; puis dans les adultes. Sa forme subit, en effet, des modifications notables au cours du développement post-embryonnaire.

#### 1° *L'organe cilié des individus jeunes.*

A. De face la couronne ciliée se montre assez régulièrement circulaire. La constitution lobée apparaît nettement, FIG. **16**. Ces lobes sont peu saillants et ciliés sur leur face interne seulement. Chacun d'eux loge un

noyau. Nous parlerons plus loin de leurs limites et de leur structure. Leur nombre aussi nous occupera dans les remarques ci-après.

B. La coupe longitudinale de l'organe, quand elle est bien axiale, présente une apparence qui est en parfait accord avec la forme circulaire que nous venons de lui assigner. La FIG. 9 représente une couronne coupée en ce sens. On y constate que c'est une couronne imperforée, une capsule munie d'un fond sans ouverture. Ce fond est parfois assez épais et de son milieu on voit souvent s'élever une saillie massive et conoïde, FIG. 9. On remarque aussi sur les coupes de ce genre que les lobes ne portent pas seulement des cils sur leur face interne, mais encore sur leur face supérieure. Enfin ces mêmes coupes font voir encore la forme renflée des lobes, qui donne à leur section l'aspect d'une massue dont la tête contient le noyau.

Les sections de la couronne que l'on rencontre dans des séries de coupes orientées de la même façon sont les unes transversales, les autres longitudinales ou obliques. Il est donc certain que cet organe ne possède pas une orientation stable dans tous les segments du corps. Les coupes présentent des aspects très divers et difficiles à débrouiller, surtout dans les sections obliques. Mais, grâce aux données fournies par les coupes régulièrement longitudinales ou transversales, qu'on y trouve toujours, le reste s'explique aisément. Ainsi les FIG. **4**, **5** et **6** présentent trois coupes obliques successives de la couronne d'un jeune individu. La FIG. **4** entame la partie supérieure, de manière à enlever trois lobes avec leurs noyaux; la FIG. **5** donne les deux autres noyaux dans leurs lobes d'un côté, et de l'autre la portion inférieure des trois lobes de la figure précédente; enfin la FIG. **6** contient ce qu'il reste encore de la couronne sous les deux lobes de la FIG. **5**.

Il arrive que les lobes semblent aussi ciliés sur leur surface externe. Cette apparence est due à l'obliquité de la coupe qui traverse ou effleure la *face supérieure* — et non la face externe — en même temps que l'interne. Tel serait l'aspect des lobes dans une coupe qui passerait suivant la ligne *x-y*, FIG. **30**, et qu'on observerait d'en haut ou d'en bas.

La plupart des coupes ne contiennent que des fragments incomplets de l'organe. Dans ce cas, on n'arrive à reconstituer sa forme que par l'étude de la série complète des coupes qui l'intéressent.

### 2° *L'organe cilié des individus adultes.*

*De face*, sa forme est encore circulaire comme chez l'animal jeune, FIG. **25**, **26**, **27**; mais elle est beaucoup plus compliquée. Les lobes ciliés

paraissent à première vue énormément plus nombreux et plus saillants que précédemment. Cependant l'examen attentif et suivi des séries de coupes permet de reconnaître qu'en réalité leur nombre n'a pas augmenté. En effet, chacun des lobes primitifs s'est lui-même divisé en deux lobules très saillants. Les corps oblongs couverts de cils qui ornent la couronne représentée dans les FIG. **25** et **27**, ne sont que les lobules nés de la subdivision des lobes primitifs. Ces lobules présentent toujours une disposition géminée bien évidente; chaque couple appartient à un lobe primitif et correspond à un seul noyau.

Les FIG. **30** et **31** donnent une bonne idée de la forme des lobes de l'adulte; elles représentent deux sections de la paroi de la couronne orientées différemment. La première, FIG. **30**, est une coupe radiale passant entre les deux lobules d'un lobe. Le point *g*, sommet de la coupe, correspond au fond du sillon interlobulaire de ce lobe. Coupé de cette façon, le lobe présente donc la forme d'une massue comme chez l'animal jeune. Mais les coupes tangentielles de la couronne, perpendiculaires au sillon interlobulaire, établissent nettement la différence qui caractérise l'âge adulte. Telle est la coupe représentée dans la FIG. **31**; elle montre nettement les deux lobules et le sillon. On y constate aussi que les cils tapissent aussi bien le sillon que la face supérieure des lobes. La FIG. **30** démontre, en outre, que la face externe est aussi envahie par les cils chez l'adulte; on se rappelle que chez la jeune sangsue elle en est exempte. Cependant cet empiétement des cils ne s'observe qu'au niveau du sillon qui sépare les lobules; partout ailleurs la face externe est nue chez l'adulte, comme dans le jeune âge : témoins les FIG. **25**, **26**, **27**, **32-37**.

La forme des lobules est celle d'un croissant, dont la partie concave est appliquée sur la tête du lobe primitif, FIG **30**. Leurs pointes ciliées s'avancent assez loin sur les deux faces du lobe, surtout sur sa face externe. C'est ce qui fait que chaque lobe conserve encore une forme bilobée dans les coupes transversales de la couronne passant au niveau des noyaux des lobes; la FIG. **26** représente une section de ce genre.

## REMARQUES.

### 1° *Le nombre des lobes.*

Nous avons jugé bon, dans l'étude de la forme de la couronne, de négliger toute donnée d'un autre ordre. Le nombre des lobes cependant doit nous occuper ici.

*Ce nombre est variable, mais toujours impair.*

Il varie d'un organe à l'autre, et cela sans règle ni ordre quelconque. On ne peut pas dire que le nombre des lobes va en augmentant ou en diminuant d'un bout à l'autre de l'animal. Il n'est nullement en rapport avec le diamètre du corps dans la région où il est placé. Il est même bien loin d'être le même dans les deux organes d'un segment donné; la symétrie bilatérale elle-même est rompue. La plus grande irrégularité s'observe donc sous ce rapport sur toute la longueur des deux séries longitudinales d'organes ciliés que contient la *Nephelis*.

Une chose toutefois est constante : c'est que ce nombre est *toujours impair*. Nous n'avons pas constaté d'exception à cette règle.

Ce fait nous paraît très remarquable; car la variabilité, quant au nombre, rend fort étrange cette fixité avec laquelle ce nombre appartient toujours à la série impaire.

Au sujet des limites dans lesquelles ces nombres impairs s'échelonnent, nous pouvons dire avec assez d'assurance qu'elles s'étendent entre 5 et 13 : voir nos FIG. **25** et **27**.

Voici combien de lobes possédait chacune des séries latérales d'organes ciliés, autant que nous en avons fait le relevé dans un jeune individu, dont nous possédons le corps entier débité en coupes transversales : les couronnes sont numérotées en marchant d'avant en arrière, à partir de la première qui est située près des orifices génitaux :

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1re | Couronne | à | droite : | 7 | lobes; | à | gauche : | 5 lobes; |
| 2e | » | | » | 9 | » ; | | » | 9 » ; |
| 3e | » | | » | 7 | » ; | | » | 11 » ; |
| 4e | » | | » | 9 | » ; | | » | 9 » ; |
| 5e | » | | » | 9 | » ; | | » | 11 » ; |
| 6e | » | | » | 7 | » ; | | » | 9 » . |

### 2° *Difficultés de l'étude de la forme extérieure.*

A en juger par l'exposé succinct que nous venons de faire de nos résultats, le lecteur pourrait s'imaginer que l'étude de l'organe cilié est d'une simplicité et d'une facilité extrêmes. Il en est cependant tout autrement. S'il est possible, bien que difficile, d'obtenir des coupes transversales complètes de la couronne chez l'animal jeune, la chose est à peu près impossible chez l'adulte. Les dimensions relativement grandes de l'organe, ses irrégu-

larités de forme, enfin la variabilité de sa position rendent fort rares les coupes complètes et parfaites de la couronne ciliée. On n'en obtient que des fragments de forme souvent très capricieuse. Nos FIG. **3** à **24** et **32** à **37** représentent des exemples de ces coupes incomplètes. Aussi les représentations de la couronne complète qui figurent dans nos planches, FIG. **25**, **26**, **27**, sont-elles des dessins synthétiques. Elles résultent de l'assemblage de diverses parties qui ont été dessinées à la chambre claire dans des sections successives.

La FIG. **28** est d'une autre nature. C'est une reconstruction faite d'après la méthode de BORN, en tenant compte aussi exactement que possible de l'épaisseur des coupes et des dimensions relatives des différentes parties de l'organe.

## § 2. STRUCTURE.

Nous avons dit que l'étude de la forme de l'organe cilié est loin d'être facile; celle de sa structure n'est pas plus aisée. En effet, les limites des cellules qui constituent la couronne ciliée sont très peu distinctes en elles-mêmes; et la forme irrégulière de ces éléments, leur délicatesse, la présence de nombreux globules de sang qu'on observe constamment à l'intérieur de la couronne, sont autant de causes qui les rendent encore plus difficiles à saisir. Aussi longtemps que nous nous sommes borné à étudier des coupes montées dans les milieux résineux, ces limites nous ont entièrement échappé. Nous nous demandions si elles existaient réellement, ou si l'organe ne devait pas être considéré comme un véritable syncytium cilié. L'usage de milieux moins réfringents, et spécialement de la solution glycérinée en usage au laboratoire de Louvain, nous a permis, mais non sans de grandes difficultés, de saisir ces limites, du moins en certains endroits. Aujourd'hui nous comprenons la structure de la paroi de la cupule ciliée de la manière suivante. Son rebord est formé de grandes cellules ciliées, bilobées chez l'adulte et aussi nombreuses qu'il y a de gros noyaux dans cette partie. Le fond, au contraire, est formé de cellules plus petites et non ciliées.

A part leur forme bilobée, qui est très remarquable, les cellules ciliées ne présentent rien de bien spécial. Dans la couche périphérique, leur protoplasme présente une couche de stries très serrées. Ces stries représentent les trabécules du réticulum régularisé; les cils en forment le prolongement par l'intermédiaire de la membrane; les FIG. **30**, **31**, **44**, **45** en font foi. Ces détails exigent l'emploi de forts grossissements. Dans la partie centrale le

protoplasme ne présente aucune striation orientée; c'est une substance très finement granulée, d'un aspect très dense, tant à frais que sur les coupes. Il est fort avide de matières colorantes et prend une teinte foncée par le carmin aluné. Le vert de méthyle s'y porte aussi avec intensité : il y prend un ton bleuâtre qui indique, peut-être, que ce protoplasme possède des propriétés chimiques spéciales.

C'est dans les portions inférieures de ces cellules que leurs limites sont le plus effacées. La ligne qu'on distingue entre elles dans les FIG. **16**, **39**, **40**, qui représentent des coupes transversales, correspond au fond du sillon interlobaire. A son niveau, les cellules bilobulées se touchent sans se confondre; leurs membranes cellulaires délimitent nettement le territoire de chacune. Dans les coupes inférieures à ce niveau, cette ligne disparaît, soit qu'il y ait réellement fusion entre les éléments voisins, soit que la minceur de la membrane ou son obliquité par rapport au plan de la coupe la rende insaisissable.

Les petites cellules non ciliées constituent, avons-nous dit, le fond de la cupule; mais leur ensemble ne forme pas un simple disque. Elles s'élèvent sous la série des cellules ciliées en forme de rebord saillant, sur lequel ces dernières s'implantent. La hauteur et la forme de ce rebord sont très variables, FIG. **9**, **14**, **43**. Mais ces particularités et celles du fond lui-même sont extrêmement difficiles à distinguer. En effet, les globules sanguins qui tapissent l'intérieur de l'organe se confondent aisément avec les cellules non ciliées; de plus, les dimensions de l'organe dans son ensemble, et surtout la position variable dans les individus fixés en entier, rendent bien faibles les chances d'en obtenir des sections longitudinales qui soient exactement axiales; elles sont toujours plus ou moins tangentielles. Dès lors, il est fort malaisé d'y distinguer ce qui appartient à la paroi de ce qui n'est que le contenu de la cupule.

Quoi qu'il en soit, rebord et fond sont bien composés de cellules séparées, quoique peu distinctes. La FIG. **48** nous les montre telles qu'elles ont apparu sur un lambeau de coupe tangentielle de la surface extérieure du rebord, correspondant à l'endroit que nous indiquons par *x* dans la FIG. **28**.

Le fond est formé de cellules plus minces, plus aplaties que le rebord. Il existe même en son centre un endroit qui nous a parfois semblé dépourvu de cellules épithéliales. Le monticule qui s'y élève, dans beaucoup de nos dessins, FIG. **9**, **45**, n'appartient donc pas réellement au tissu du fond; c'est un amas de cellules en tout semblables aux globules du sang. Nous en reparlerons.

Le noyau des cellules ciliées ne nous arrêtera guère. La FIG. **29** en représente un qui a été choisi dans une préparation dissociée à frais et colorée au vert de méthyle. Il contient toujours un gros nucléole qui fixe instantanément et aisément le vert de méthyle. On y remarque en outre des filaments grêles et variqueux absorbant également les matières colorantes, des granules et des trabécules de caryoplasme.

Le noyau des petites cellules constituant le fond et la partie inférieure du bord de la paroi contiennent parfois une masse unique irrégulière d'élément nucléinien; d'autres fois ce sont des noyaux ordinaires, comme l'indique la FIG. **48**.

## § 3. L'APPAREIL DE SOUTIEN.

Nous avons dit, et nos figures le montrent, que la cupule ciliée est suspendue aux parois d'une spacieuse vésicule. Les éléments qui établissent ce lien paraissent de nature conjonctive. Ils forment à la cupule une enveloppe solide, quoique mince, et un système de travées de suspension.

Les FIG. **5**, **6**; **8-11**; **35-38**; **40-45** en disent plus au sujet de cet appareil conjonctif, que de longues descriptions et rendent ces dernières inutiles. Les unes représentent des coupes longitudinales, tangentielles ou axiales: telles sont les FIG. **44** et **45**, par exemple. On y constate que l'enveloppe a elle-même la forme d'une cupule semblable à celle de l'appareil épithélial, mais à paroi beaucoup plus mince. Son rebord s'avance assez haut le long de la face externe des cellules bilobées.

Mais des coupes semblables à celles des FIG. **44** et **45** ne suffisent pas pour donner une idée complète du système conjonctif.

A ne tenir compte que de ces coupes, on pourrait croire que la cupule conjonctive est reliée à la paroi de la vésicule par une lame circulaire complète, et qu'il existe par conséquent sous l'organe cilié une chambre parfaitement close, un compartiment fermé et séparé du reste de la vésicule. Or, les sections transversales, et même certaines sections longitudinales, prouvent, au contraire, que les parties qui relient l'organe à la paroi circulaire sont de simples travées et que, par suite, elles n'interrompent nullement la communication entre la partie inférieure et la partie supérieure de la vésicule. Ainsi, dans les coupes longitudinales représentées par les FIG. **12**, **13**, **15**, la cupule ciliée manque de soutien d'un côté; c'est que la section traverse un espace séparant deux travées. Il arrive qu'elle occupe une position semblable sur les deux côtés de l'organe; alors celui-ci paraît entièrement libre dans la vésicule. Les coupes transversales fournissent des

indications concordantes; on y voit nettement des travées distinctes les unes des autres.

Nos FIG. **5**, **38**, **41** montrent que ces travées varient en nombre, en forme et en dimension.

L'organe, dont les FIG. **36**, **37** et **38** reproduisent des sections, n'était suspendu que par trois travées; deux d'entre celles-ci, FIG. **38**, constituent sous l'organe un ligament assez épais. Ces trois travées sont fort minces et forment un système suspensif très léger et très mobile.

Les FIG. **41** et **42** appartiennent à une couronne munie d'un plus grand nombre de travées, et dont l'une au moins, FIG. **41**, avait la forme d'une lame assez large. Cet organe devait être un peu plus stable que le précédent.

Enfin, les FIG. **5** et **42** montrent que les travées peuvent revêtir une forme assez compliquée, se ramifier et se fixer alors à la paroi de la capsule par plusieurs de leurs bras.

Remarquons que le long des travées, et même sur le rebord du tissu conjonctif qui enveloppe le bas de l'organe cilié, nous avons observé des cellules pigmentaires en tout pareilles aux cellules pigmentaires répandues dans le tissu conjonctif commun du corps. Nous en avons indiqué quelques-unes dans la FIG. **38**, *cp*.

### III. Contenu de l'organe cilié.

La cavité de la capsule ciliée contient toujours un certain nombre de petites cellules, dont nos figures donnent de nombreuses représentations. Nous avons déjà dit qu'elles ressemblent assez à celles qui forment la paroi inférieure de l'organe, qu'elles constituent l'une des principales difficultés de l'étude de cette partie. On les trouve aussi appliquées à la face extérieure de la cupule, collées à ses parois. Il ne nous a pas été possible de découvrir le moindre caractère différentiel entre ces éléments et les globules du sang qui errent dans les vaisseaux proprement dits, ou dans les sinus. C'est donc une accumulation de globules du sang qui forment le massif visible à l'intérieur de la cupule dans les FIG. **9** et **45**.

Les noyaux de ces cellules présentent souvent des particularités qui les distinguent de ceux des globules qu'on trouve dans les vaisseaux eux-mêmes. Ils contiennent souvent des tronçons nucléiniens plus gros et plus colorés, et prennent un aspect qui semble annoncer une cinèse prochaine. Nous y avons observé aussi divers stades de ce dernier phénomène, assez rarement il est vrai, et même des cellules à deux noyaux.

## IV. La capsule.

Nous avons dit plus haut que l'organe cilié est contenu dans une capsule spacieuse, sans donner aucun détail sur la structure des parois de cette capsule, ni sur ses rapports avec les organes voisins. Ces deux points vont nous occuper un instant.

La structure de ces parois est très simple : elle est formée d'un épithélium à cellules irrégulières, granuleuses, plus ou moins aplaties.

Cette couche épithéliale repose immédiatement sur le tissu conjonctif commun du corps, sans qu'il y ait apparence d'une *propria*. Il y a même des endroits où les cellules épithéliales font défaut, et où le tissu conjonctif forme immédiatement la paroi de la capsule.

La capsule est en rapport avec des vaisseaux sanguins. En effet, on voit souvent des capillaires s'ouvrir dans la cavité capsulaire: FIG. **17**, **18** et **19**. Cette cavité est donc une dépendance de la cavité sanguine générale. Mais on sait que la cavité qui, chez les hirudinées, loge la totalité du sang, se divise en deux départements distincts : le département vasculaire typique des annélides; et une série de cavités qui représentent le cœlome, bien qu'elles communiquent assez largement avec la canalisation vasculaire typique.

BOURNE a désigné sous le nom de « tissu botryoïdal » une série de canalicules parcourus par le sang, mais dont la paroi formée de cellules granuleuses présente un aspect tout différent de celle des capillaires ordinaires. Ces canalicules, selon lui, représentent le cœlome, profondément modifié, de ces animaux. Ils communiquent directement avec les capillaires proprement dits.

Nos recherches, sans avoir porté directement sur ces particularités en elles-mêmes, confirment ces données dans leur ensemble.

Nous nous sommes demandé dans lequel des deux départements sanguins il faut ranger la capsule qui loge l'organe cilié.

La réponse n'est pas douteuse : la capsule appartient au système des sinus, c'est-à-dire au cœlome.

Sa position et la structure de sa paroi le prouvent.

Nous avons observé dans les différentes espèces du genre *Nephelis* des capillaires munis de fibres musculaires, c'est-à-dire des vaisseaux contractiles, et des capillaires sans fibres, ou non contractiles. Ces deux espèces de

canaux s'abouchent directement par osculation ; notre FIG. 3 indique un endroit où s'établit cette union entre les deux systèmes. Avec un grossissement plus fort, on y voit le revêtement cellulaire épais de l'un des tronçons disparaître soudain; en même temps, une tunique double de fibres musculaires bien nettes, comme dans la FIG. 46, fait brusquement son apparition.

Nous avons donc sous les yeux l'endroit où s'unissent le système vasculaire proprement dit, à paroi contractile, et le système botryoïdal ou non contractile, tapissé d'un revêtement épithélial épais et granuleux.

Or, la capsule est placée sur le parcours du second de ces deux systèmes; les capillaires qui s'y ouvrent appartiennent toujours au groupe botryoïdal, et on ne les voit s'aboucher dans les capillaires contractiles qu'à une assez grande distance de cette capsule.

De plus, sa paroi possède la même constitution que celle des capillaires non contractiles. Elle est revêtue d'un épithélium granuleux possédant l'aspect du tissu botryoïdal, et présentant les mêmes réactions que lui sous l'action des réactifs colorants. Elle est dépourvue de fibres musculaires, tout comme ces derniers et, par suite, privée de contractilité.

La capsule contenant l'organe cilié appartient donc au système botryoïdal de BOURNE, et, si les idées du savant anglais sont exactes, elle représente un compartiment du cœlome.

L'organe cilié, dépourvu de liaison avec le canal segmentaire de la *Nephelis*, est donc logé dans le cœlome exactement comme les appareils terminaux ou entonnoirs des chétopodes.

## REMARQUES ET CONCLUSIONS.

La plupart de nos savants devanciers : LEYDIG, LANG, GEGENBAUR, BOURNE ont considéré les organes ciliés de la *Nephelis* et d'autres hirudinées comme des entonnoirs terminant leurs organes segmentaires du côté du cœlome, et, par suite, comme les homologues des entonnoirs bien connus des chétopodes.

En effet, l'analogie de ces diverses productions est frappante et leur homologie morphologique ne paraît pas douteuse. Ils sont disposés, comme les organes segmentaires, par paires dans les segments du corps, et logés dans des cavités dont nous avons indiqué la nature cœlomique (pag. 305). En outre, s'il était démontré qu'on ne doit pas leur conserver cette valeur, on serait, à l'heure qu'il est, dans l'impossibilité complète de leur en attribuer une autre.

Mais, si ces organes possèdent chez les *Nephelis* la même signification morphologique que chez les chétopodes, *ils présentent certainement chez ces êtres des rapports anatomiques très différents, et une fonction physiologique tout autre*. Telle est la principale conclusion de nos recherches.

Leur structure et leurs rapports n'avaient pas fait jusqu'ici l'objet d'une étude fort détaillée. Cependant Bourne, tout en admettant une continuité tissulaire entre l'appareil cilié et la glande segmentaire, doit déjà avoir éprouvé de grandes difficultés dans ses recherches. Il n'est certainement pas arrivé à une certitude absolue sur ce point particulier, car il n'indique cette continuité dans ses dessins que chez une seule espèce, la *Pontobdella*. Dans toutes ses autres figures non schématiques, il l'établit presque aussi peu que nous-même; cependant il ne l'admet pas moins comme un fait certain, ainsi que le prouvent ses schémas et son texte.

Nos recherches établissent que les organes ciliés ne méritent pas le nom d'entonnoirs terminaux des organes segmentaires.

1° On ne peut les appeler entonnoirs, pour la bonne raison qu'ils ont la forme de cupules pourvues d'un plancher, ou fond imperforé.

2° Ils ne terminent pas les organes segmentaires.

Nous avons dit qu'ils sont suspendus par de simples cordons conjonctifs dans l'intérieur d'une capsule spacieuse appartenant au système botryoïdal de Bourne, c'est-à-dire au cœlome. Cette vésicule est elle-même sans rapports de continuité avec les organes segmentaires; sa paroi en est séparée par du tissu musculaire ou conjonctif.

Si donc les organes ciliés de la *Nephelis* sont morphologiquement homologues des entonnoirs terminaux de la glande segmentaire des chétopodes, ils y ont cependant une forme entièrement différente et sont anatomiquement séparés de ces glandes par l'interposition d'autres organes.

Il paraît résulter de là que ces organes doivent avoir une fonction physiologique différente. Mais ici nous quittons le terrain des faits pour entrer dans celui des hypothèses.

En effet, on est loin de connaître exactement le rôle que jouent chez les chétopodes les entonnoirs ciliés. Mais leur perforation et la continuité de leur cavité propre avec celle de la glande segmentaire conduisent à leur attribuer un rôle quelconque dans le fonctionnement général de cette glande, sans exclure pour cela tout autre rôle spécial et distinct qu'ils pourraient jouer par eux-mêmes.

Chez la *Nephelis*, le rôle correspondant à la perforation des entonnoirs

et à leur communication avec la cavité de l'organe segmentaire est nécessairement exclu par les différences anatomiques que nous avons signalées.

Quelle serait donc leur fonction chez ces animaux?

Nos recherches, dans leur état actuel, nous conduisent à faire à ce sujet deux hypothèses qui, d'ailleurs, ne s'excluent pas.

Première hypothèse.

Les organes ciliés contribuent à entretenir la circulation du sang dans le système des vaisseaux.

En effet, leurs cils longs, serrés et forts sont évidemment destinés à mouvoir le liquide qui les baigne. Ce liquide, c'est le sang.

Le sang est mis en mouvement, dans la généralité des êtres, par la contraction des parois vasculaires, qu'elle soit limitée à certains points ou généralisée à tout le système. Or, nous avons montré que la vésicule qui loge l'organe cilié est dépourvue de fibres musculaires, comme tout le reste du système botryoïdal. D'autre part, elle ne communique avec le système vasculaire contractile, ou proprement dit, que par de minces capillaires. Il se pourrait donc que les cils servent à seconder l'action des faibles courants que ces capillaires du système contractile lancent dans le système non contractile. Ils auraient donc pour rôle d'aider à la circulation du sang cœlomique. Il n'est pas impossible que ce rôle leur soit commun avec les cils des entonnoirs des chétopodes, qui eux aussi s'agitent dans le liquide du cœlome.

Seconde hypothèse.

Nous avons vu que la cavité de l'organe cilié est ordinairement remplie de petites cellules.

Ces éléments, avons-nous dit, ressemblent beaucoup aux globules du sang. Ils n'en diffèrent que par l'aspect de leurs noyaux. Ceux-ci présentent d'ordinaire une plus grande affinité pour les matières colorantes et contiennent des bâtonnets nucléiniens plus gros, plus distincts, comme c'est le cas dans les éléments en voie de pullulation. Enfin, nous y avons constaté quelques phases de la caryocinèse. Il est donc vraisemblable que les organes ciliés de la *Nephelis* sont des foyers de production des cellules errantes du sang; tout au moins sont-ils des endroits où ces cellules sont accumulées et prolifèrent.

*En résumé* :

Les organes ciliés de la *Nephelis* sont des cupules dont le bord est formé surtout de grandes cellules ciliées, simples dans le jeune âge, bilobées

chez l'adulte. Elles possèdent un plancher ou fond complet, imperforé et formé, ainsi que la partie inférieure du bord, de cellules non ciliées, soutenant la couronne ciliée.

Elles sont suspendues par des cellules conjonctives de forme variée aux parois d'une capsule ou vésicule spacieuse, de telle façon que le liquide de cette vésicule les baigne sur toutes leurs faces.

La capsule elle-même possède une paroi mince, non contractile, formée d'une seule assise de cellules. Sa cavité communique avec plusieurs capillaires non contractiles, dont on voit un certain nombre s'aboucher dans le système des vaisseaux contractiles, à une assez grande distance de la capsule. Celle-ci appartient donc au système botryoïdal de Bourne, c'est-à-dire au cœlome, si les vues de cet auteur sont exactes.

Organe cilié et capsule sont sans rapports avec la glande segmentaire.

Tout en conservant la même signification morphologique que les entonnoirs des chétopodes, ils perdent chez la *Nephelis* la valeur réelle, anatomique et fonctionnelle d'entonnoirs terminaux des glandes segmentaires.

Ils doivent donc y perdre la partie de leur fonction physiologique générale qui, chez les chétopodes, est en relation avec le fonctionnement de la glande segmentaire, et y jouer un rôle d'une autre nature.

Nous formulons au sujet de ce rôle deux hypothèses qui pourraient se concilier :

1° Ils fonctionnent comme moteurs du sang dans la partie non contractile, ou cœlomique, de la canalisation sanguine.

2° Ils sont des lieux de prolifération des hématocytes.

Nous poursuivons, pour les publier sous peu, des recherches semblables sur les organes ciliés des autres hirudinées. Dans leur état actuel, elles nous conduisent à des conclusions qui ne sont pas en opposition avec celles que nous venons de formuler à propos de la *Nephelis*.

# EXPLICATION DES PLANCHES (*).

## PLANCHE I.

FIG. 1. Coupe longitudinale d'une jeune *Nephelis*. — Gross. $a_3$, oc. 2.

Cette coupe passe entre les diverticules de l'intestin et le vaisseau latéral, selon *A-B* de la FIG. 2. La partie antérieure du corps est laissée en blanc, ne contenant rien qui appartienne à notre sujet.

*OV.* Ovaire.

*md.* Cellules musculaires longitudinales dorsales.

*mv.* Cellules musculaires longitudinales ventrales.

*mdv.* Cellules musculaires dorso-ventrales.

*ae.* Anneaux extérieurs, dont chaque segment en comprend cinq.

*V.* Vésicule terminale du système segmentaire excréteur.

*CC.* Couronnes ciliées, logées dans des lacunes sanguines; ces couronnes existent depuis les orifices génitaux jusqu'à la partie postérieure du corps, dans chaque segment.

*VP.* Ventouse postérieure.

FIG. 2. Coupe transversale. — Gross. A, oc. 4. — Cette coupe est faite au commencement de la moitié postérieure d'un jeune individu.

*ep.* Épiderme revêtu d'une mince cuticule.

*cm.* Cellules mucipares.

*int.* Intestin.

*os.* Tronçons d'organes segmentaires.

*vl.* Vaisseau latéral.

*mc.* Muscles circulaires.

*ml.* Muscles longitudinaux.

*mdv.* Muscles dorso-ventraux.

*spd.* Spermiducte.

*C.* Capsule sanguine contenant la couronne ciliée.

*CC.* Couronne ciliée.

*cg.* Cordon nerveux, près d'un ganglion.

FIG. 3. Coupe horizontale. — Gross. A, oc. 2. — Cette coupe est faite dans presque toute la longueur de l'animal, mais la figure ne représente que six segments environ de la partie moyenne du corps. La coupe passe entre l'axe de l'intestin, dont elle a emporté des fragments, et la chaîne ganglionnaire, selon *C-D* de la FIG. 2.

(*) Toutes nos figures, excepté les fig. 25, 26, 27 et 28, ont été dessinées à la chambre claire, avec un instrument de ZEISS, muni d'un condensateur ABBE et d'un diaphragme-iris. Les objectifs apochromatiques indiqués ici sont : 1° à immersion homogène $\frac{2,0}{1,30}$; 2° à sec $\frac{3,0}{0,95}$

*ae.* Anneaux extérieurs, dont cinq ornent chaque segment.

*ml.* Muscles longitudinaux.

*vl.* Vaisseau latéral.

*os.* Tronçons d'organes segmentaires.

*mdv.* Muscles dorso-ventraux.

*int.* Fragments de l'intestin.

*C.* Capsules sanguines.

*osc.* Point d'osculation entre un capillaire contractile et un capillaire non contractile.

*CC.* Couronnes ciliées, placées dans la première des deux lacunes de chaque segment, tant à gauche qu'à droite.

FIG. **4-5-6.** Trois coupes obliques successives dans une couronne ciliée à 5 lobes d'un jeune individu. — Gross. apochr. à sec, oc. comp. 4.

*ep.* Épithélium de la lacune, reposant à l'extérieur sur le tissu conjonctif.

*C.* Capsule sanguine.

*CC.* Couronne ciliée.

*epc.* Épithélium coronaire de cellules non ciliées.

*gl.* Petits globules libres.

*pr.* Protoplasme des lobes de la couronne.

*n.* Noyaux. Les trois coupes présentent successivement les cinq noyaux des cinq lobes de la couronne.

*cv.* Cils vibratiles sur les bords des lobes.

*tc.* Tissu conjonctif qui se ramifie vers la paroi de la capsule, et soutient la couronne ciliée.

FIG. **7-11.** Cinq coupes successives dans une couronne ciliée à 9 lobes d'un jeune individu. — Gross. apochr. à sec, oc. c. 4.

Les lettres indiquent les mêmes détails que dans les FIG. **4-6**.

FIG. **12-15.** Quatre coupes successives dans une couronne ciliée à 11 lobes d'un jeune individu. — Gross. et lettres comme les précédents.

FIG. **16.** Coupe unique donnant de face une couronne ciliée à 9 lobes d'un jeune individu. — Gross. 1/18, imm. hom., oc. 2.

*cl.* Cavité libre à l'intérieur de la couronne ciliée.

Les autres lettres comme dans les figures précédentes.

FIG. **17-24.** Huit coupes successives dans une couronne ciliée à 7 lobes d'un individu adulte. — Gross. apochr. à sec, oc. c. 4.

*cap.* Capillaire à cellules épithéliales ou botryoïdales.

*b.* Bourrelets surmontant les lobes.

*g.* Gouttière entre deux bourrelets.

*gl.* Globules du sang.

Les autres lettres comme pour les figures précédentes.

REMARQUE. Le noyau de la FIG. **21** est la *moitié* d'un noyau; l'autre moitié est le noyau moyen de la FIG. **22**; le rasoir l'a divisé exactement en passant par le nucléole. Il n'y a donc en tout que 7 noyaux entiers.

FIG. **25**. Reconstruction d'une couronne ciliée à 5 lobes d'un individu adulte. Cette figure donne l'aspect de cette couronne vue de face.

*g*. Gouttière entre les bourrelets.

*b*. Bourrelets surmontant le massif qui loge le noyau.

*cv*. Cils vibratiles ornant l'intérieur des gouttières et de la cavité libre à l'intérieur de la couronne.

*cl*. Cavité libre.

FIG. **26**. La même couronne après que le rasoir a enlevé les bourrelets de la précédente figure.

*n*. Noyaux des lobes.

Les autres lettres comme pour la figure précédente.

FIG. **27**. Reconstruction d'une couronne ciliée à 13 lobes. Cette couronne a été observée dans un objet dissocié à frais.

FIG. **28**. Reconstruction en perspective d'une couronne ciliée d'adulte, à 5 lobes. Les cils vibratiles ornent le côté *interne* des bourrelets et cessent sur le côté *externe*. Toute la couronne est enchâssée jusqu'à une certaine hauteur dans une zone de tissu conjonctif; le prolongement de ce tissu rattache le tout au tissu conjonctif du reste du corps, à travers l'épithélium de la cavité; voir FIG. **41**, **44**, **45** et autres.

*x*. Endroit où est pratiquée la coupe tangentielle représentée par la FIG. **48**.

FIG. **29**. Noyau d'un lobe, à frais. — Gross. apochr. imm. hom., oc. c. 12.

*m*. Membrane du noyau, très visible.

*rt*. Réticulum de caryoplasme, à trabécules robustes.

*gr*. Granulation brillante, se trouvant tant sur les trabécules qu'entre les mailles.

*nu*. Nucléole nucléinien, d'aspect presque homogène et brillant.

## PLANCHE II.

FIG. **30**. Coupe longitudinale d'un lobe, passant par le fond d'une gouttière, dans une couronne adulte. — Gross. apochr. à sec, oc. c. 12.

*m*. Membrane mince du lobe.

*pr*. Protoplasme finement granulé, strié à la périphérie

*n*. Noyau avec un nucléole volumineux.

*g*. Gouttière interlobulaire On voit la paroi de la gouttière à travers les cils vibratiles, qui en couvrent toute la surface. La moitié de la gouttière du côté de l'observateur est enlevée par le rasoir; on voit seulement la moitié du côté opposé, depuis le fond de la gouttière jusqu'au bord supérieur.

*x-y*. Direction de la coupe de la figure suivante.

FIG. **31**. Coupe oblique tangentielle d'un lobe passant par les deux bourrelets et la gouttière, dans la direction de la ligne *x-y* de la fig. précédente. — Gross. comme dans la fig. précédente.

Cette coupe est dans un plan perpendiculaire à celui de la coupe précédente.

*b b*. Les deux bourrelets du lobe.

*g*. Fond de la gouttière interlobulaire.

*cv.* Cils vibratiles ornant tout le creux de la gouttière et montant jusqu'au sommet des bourrelets.

*m.* Membrane mince du lobe.

*pr.* Protoplasme.

*n.* Noyau avec nucléole.

FIG. **32-38.** Sept coupes successives dans une couronne adulte composée de cinq lobes. — Gross. apochr. à sec, oc. c. 4.

FIG. **32.** Quatre bourrelets entre lesquels, deux à deux, se trouve une gouttière.

*b.* Bourrelets.

*g.* Gouttières.

*cv.* Cils vibratiles, placés à l'intérieur des bourrelets et des gouttières.

*gl.* Globules du sang.

FIG. **33.** Deux massifs de lobes, avec leurs gros noyaux. Les extrémités des gouttières se trouvent à l'intérieur et à l'extérieur des massifs. — Preuve de la courbure du fond des gouttières. — Deux nouveaux bourrelets apparaissent dans cette coupe.

*n.* Noyaux des lobes.

Les autres lettres comme dans la figure précédente.

FIG. **34.** Les deux nouveaux massifs apparaissent avec leurs noyaux. Le massif inférieur est couché sur le côté; l'autre est vu de face. Entre les deux massifs se montrent les bourrelets du 5e lobe, formant une gouttière. La paroi du corps de la couronne sous les lobes est constituée par un masiif de petites cellules, dont les limites cellulaires sont souvent difficiles à distinguer. Une grande quantité de très petites cellules remplissent la cavité libre de l'organe.

Lettres comme dans la figure précédente

FIG. **35.** Le 5e massif apparaît avec son noyau. La paroi du corps de la couronne présente les mêmes détails que dans la figure précédente.

En outre, toute la partie de la paroi dans l'hémisphère opposé au massif du lobe est revêtue extérieurement par une couche mince de tissu conjonctif avec de nombreux noyaux.

Les lettres comme dans la figure précédente.

FIG. **36.** Excepté sous le massif de la coupe précédente, la paroi se présente avec les mêmes détails que précédemment. Le tissu conjonctif envoie à deux points opposés des prolongements qui, dans cette coupe, n'atteignent pas encore la paroi épithéliale de la lacune qui contient la couronne.

Lettres comme ci-dessus.

FIG. **37.** La paroi du corps de la couronne est visible seulement dans la moitié la plus épaisse de la section. L'autre moitié ne présente que le fond de la couronne, où une faible couche de protoplasme cache le tissu conjonctif sous-jacent. Ce fond se montre uni et sans ouverture. Un des deux prolongements de tissu conjonctif a atteint la paroi de la lacune.

*C.* Capsule sanguine.

*ep.* Épithélium de la lacune.

Les autres lettres comme ci-dessus.

FIG. **38**. Cette coupe ne présente plus que le cordon de tissu conjonctif dont les deux bouts atteignent la paroi de la lacune.

L'épithélium de cette paroi est parfois interrompu; c'est alors le tissu conjonctif externe qui forme la paroi de la lacune.

Ce tissu conjonctif, à la partie supérieure de la figure, passe entre les cellules épithéliales et vient se joindre au tissu conjonctif qui environne toute la couronne. Une cellule pigmentaire, *cp*, qui est enclavée dans le tissu conjonctif, rehausse l'évidence de la pénétration du tissu extérieur à l'intérieur de la cavité.

Lettres comme ci-dessus.

FIG. **39-42**. Quatre coupes successives dans une jeune couronne ciliée à 9 lobes. — Gross. H, imm., oc. c. 8.

FIG. **39**. Quatre lobes de la couronne ciliée sont entamés par la section; les noyaux sont visibles dans trois lobes.

*la*. Lacune logeant la couronne.

*ep*. Épithélium de la lacune.

*m*. Membrane du lobe.

*pr*. Protoplasme.

*n*. Noyaux des lobes.

FIG. **40**. Les six autres noyaux des lobes apparaissent. Le tissu conjonctif entoure la partie inférieure, à gauche dans la figure; la partie supérieure, à droite, présente deux noyaux de tissu conjonctif accolés à la surface extérieure, entre le 1$^{er}$ et le 2$^{me}$ et entre le 3$^{me}$ et le 4$^{me}$ lobe.

*tc*. Tissu conjonctif, soutenant le corps de la couronne.

*gl*. Cellules du tissu du fond.

*cl*. Cavité libre à l'intérieur de la couronne.

Les autres lettres comme ci-dessus.

FIG. **41**. Le protoplasme des lobes entoure toute la cavité libre qui existe à l'intérieur de la couronne.

Une large bande de tissu conjoncttf réunit le tissu de soutien au tissu conjonctif extérieur à la lacune : à droite dans la figure.

Les cellules non ciliées ne se présentent pas encore dans la portion immédiatement sous-jacente aux noyaux des lobes, à droite dans la figure; mais seulement dans la portion inférieure à gauche.

Les cils vibratiles, qui ne se montrent pas du tout dans cette section, existent dans cette couronne seulement à la partie supérieure et interne des lobes; voir les deux figures précédentes.

Lettres comme ci-dessus.

FIG. **42**. Cette coupe ne contient que le fond de la couronne, qui est très mince, mais entièrement fermé. Les petites cellules sont le plus nombreuses du côté où la coupe est la plus épaisse; on en voit aussi éparpillées dans le fond. Quelques autres globules, *gl*, nagent librement dans la lacune.

Lettres comme ci-dessus.

FIG. **43**. Coupe dans une jeune couronne; vue d'ensemble des tissus environnants. — Gross. apochr. à sec, oc. c. 4.

*CC.* Portion de la couronne ciliée.

*tc.* Tissu conjonctif; les deux prolongements de ce tissu venant du bas de la couronne pénètrent dans le tissu conjonctif qui entoure la lacune.

*mu.* Muscles, en coupe transversale.

*os.* Tronçons de l'organe segmentaire. Ces tronçons contiennent des canaux définitivement formés, qui ne sont en relation aucune avec la couronne, ni avec la lacune.

*gl.* Globules du sang.

*C.* Capsule.

*ep.* Épithélium de la capsule.

FIG. **44**. Partie inférieure de la figure précédente, fortement grossie. — Gross. apochr. à imm. hom., oc. c. 12.

Cette figure est destinée à montrer plus spécialement la relation du tissu conjonctif avec la couronne et avec le tissu conjonctif à l'extérieur de la lacune, parce que, *dans une seule coupe*, cet objet nous présentait avec la plus grande netteté le passage des deux cordons conjonctifs à travers l'épithélium de la lacune.

Lettres comme dans la figure précédente.

FIG. **45**. Fort grossissement de la section de la jeune couronne représentée dans la FIG. **9** ci-dessus PL. 1.

*l.* Lobes de la couronne ciliée.

*cv.* Cils vibratiles des lobes.

*gl.* Cellules dont la situation correspond à celle des petites cellules du tissu coronaire des FIG. **34**, **35**, **36**, **37**.

*pr.* Protoplasme des lobes, formant le rebord de la couronne ciliée.

*tc.* Tissu conjonctif, visiblement réuni en un endroit au tissu conjonctif extérieur à la lacune.

*C.* Capsule renfermant la couronne ciliée.

*ep.* Épithélium de la lacune.

REMARQUE. La série des coupes, FIG. **7-11** ci-dessus, prouve que le bourrelet qui naît entre les deux lobes, dans la cavité libre de la couronne, n'est pas la paroi, mais s'élève sur le fond même de la couronne. Nous représentons une coupe optique, aussi parfaite que possible, contenant un nombre limité de cellules; le moindre déplacement de la vis micrométrique en fait surgir d'autres, qui, reproduites dans la figure, rempliraient tous les interstices et se projetteraient encore sur les cellules actuellent figurées; c'est-à-dire que toute cette masse conoïde est formée de petites cellules entassées sans ordre apparent. A la partie supérieure de la masse conoïde, entre les lobes, on aperçoit une cellule qui sort à moitié de la masse.

FIG. **46**. Coupe transversale dans une couronne ciliée d'un individu très jeune. — Gross. apochr. imm. hom., oc. c. 8.

Cette coupe est pratiquée dans la même couronne qui est représentée dans la FIG. **16**, à 5μ plus bas. Elle représente la portion moyenne du corps de la couronne sur tout son pourtour.

*pr.* Tissu de la paroi sous les lobes de la couronne.

*gl.* Cellules du tissu de la paroi, dont les membranes ne sont visibles qu'à certains endroits; les cellules sont placées régulièrement à peu près sur une double rangée.

*cl.* Cavité libre à l'intérieur de la couronne.

*tc.* Tissu conjonctif environnant tout le corps de la couronne.

FIG. **47**. Coupe transversale du vaisseau sanguin latéral. — Gross. apochr. imm. hom., oc. c. 8.

*mc.* Muscles circulaires du vaisseau sanguin.

*ml.* Muscles longitudinaux du même vaisseau.

*gl.* Globules du sang nageant dans le liquide sanguin.

FIG. **48**. Coupe tangentielle à la paroi externe de la couronne ciliée, indiquée dans la FIG. **28**, *x*. — Gross. apochr. à imm. hom.; oc. c. 12.

# BIBLIOGRAPHIE


1848. *Von Siebold* : Vergleichende Anatomie.

1849. *Fr. Leydig* : Berichten der zootom. Anstalt in Würzburg.

1852. » Arch. f. Anat. u. Physiol.

1854. » Zeitschr. f. wiss. Zool.

1857. » Histologie des Menschen und der Thiere, Bonn.

1865. » Archiv f. mikr. Anat.

1870. *C. Gegenbaur* : Manuel d'anatomie comparée (édition française, 1874).

1878. *C. Withmann* : The Embryologie of Clepsine; Quart. Journ. of micr. sc., t. XVIII.

1880 *C. K. Hoffmann* : Unters. über d. Bau u. d. Entw. der Hirudineen, Haarlem.

1880. *A. G. Bourne* : On the structure of the nephridia of the medicinal Leech; Quart. Journ. of micr. sc., t. XX.

1881. *A. Lang* : Mittheil. d. zool. Station Neapel.

1883. *O. Schultze* : Archiv f. mik. Anat.

1883. *Fr. Vejdovsky* : Excresni soustava hirudinei.

1884 *A. G. Bourne* : Contributions to the Anatomy of the Hirudinea; Quart. Journ. of micr. sc., t. XXIV.

1885. *M. Nussbaum* : Recherches sur l'organogénie des Hirudinées; Arch. slaves de biologie.

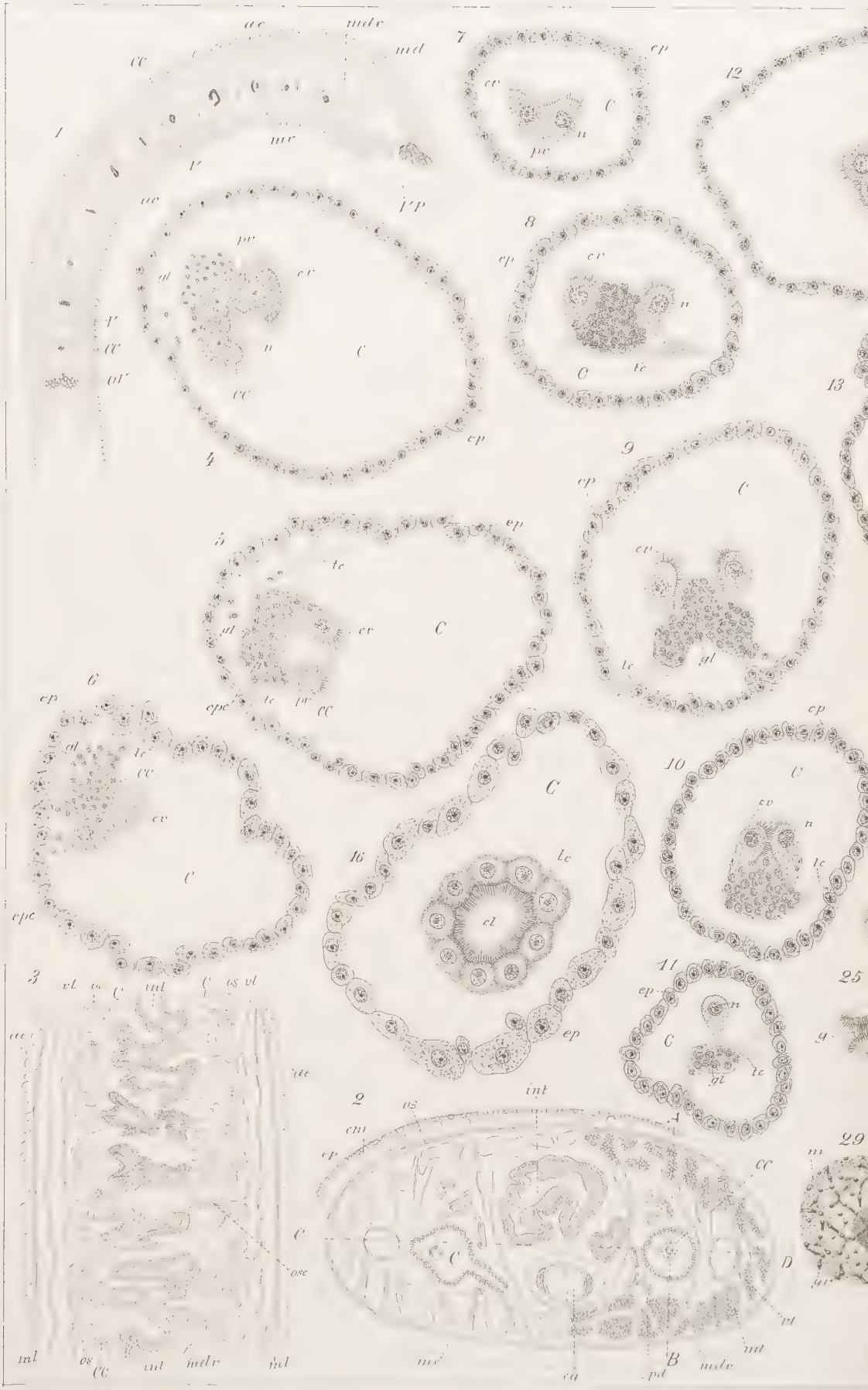
1889. *H. Bolsius* : Recherches sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées; La Cellule, t. V.

1891. » Nouvelles recherches sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées; La Cellule, t. VII, fasc. 1.

# TABLE DES MATIÈRES


Introduction . . . . . 291
Historique . . . . . 292
Méthodes. . . . . 295
I. INDICATIONS PRÉLIMINAIRES . . . . . 296
Situation des organes ciliés . . . . . 296
Forme générale et rapports immédiats . . . . . 297
II. DESCRIPTION DE L'ORGANE CILIÉ. . . . . 297
§ 1. *Forme extérieure* . . . . . 297
1° L'organe cilié des individus jeunes . . . 297
2° L'organe cilié des individus adultes . . . 298
Remarques . . . . . 299
1° Le nombre des lobes . . . . . 299
2° Difficultés de l'étude de la forme extérieure . . 300
§ 2. *Structure* . . . . . 301
§ 3. *L'appareil de soutien* . . . . . 303
III. CONTENU DE L'ORGANE CILIÉ . . . . . 304
IV. LA CAPSULE. . . . . 305
Remarques et Conclusions . . . . . 306
Explication des planches . . . . . 311
Bibliographie . . . . . 319

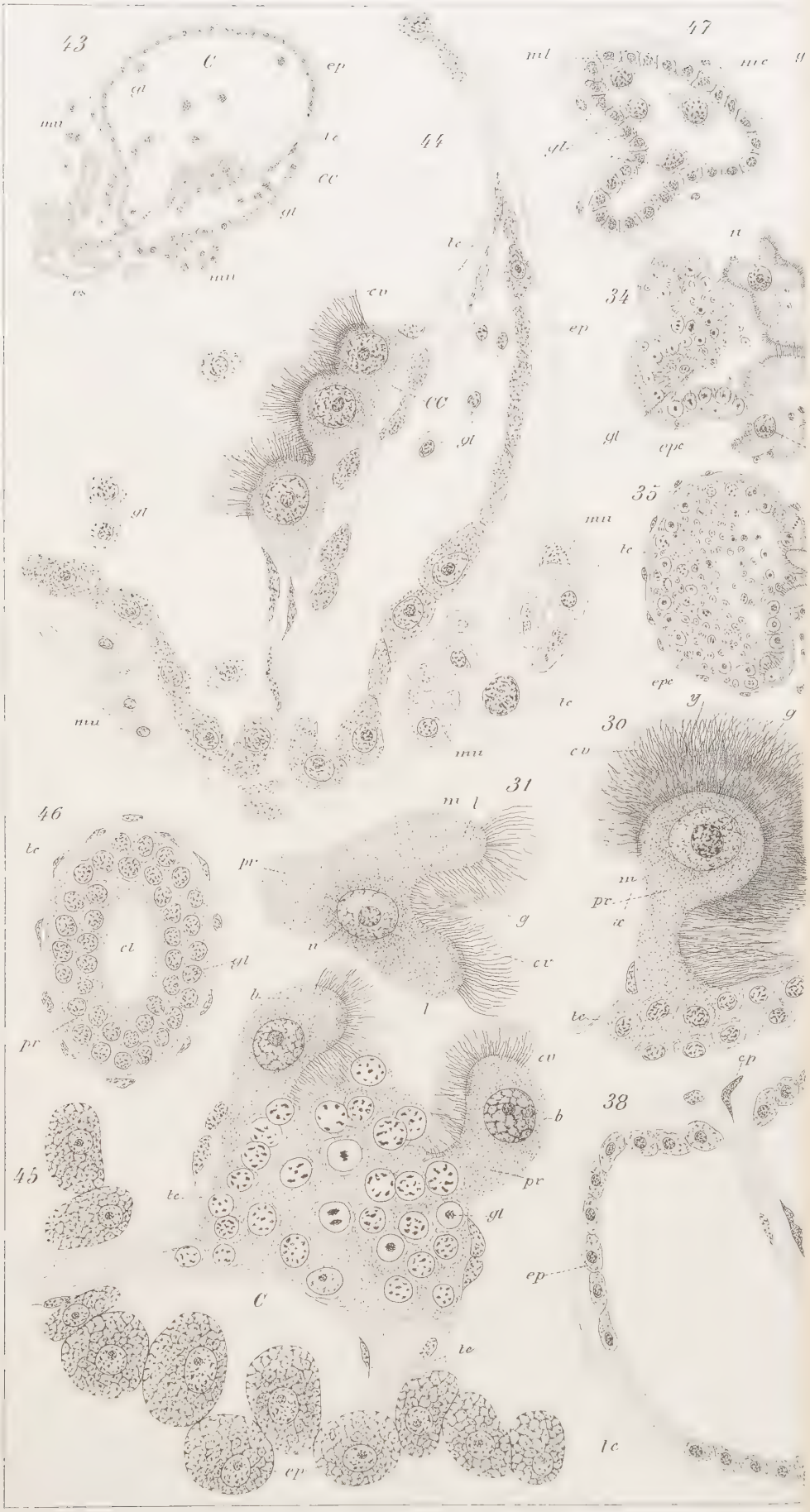
Planche I.




H.Bolsius S.J. ad.nat del

14
15
cv
C
n
tc
ep
cap
17
18
19
gl
b
g
20
21
26
cl
pr
cv
n
22
27
28
24
23
rt
r
tc

Planche II




H.Bolsius S.J ad nat del

32
33
39
40
48
37
36
41
42
Lith Ch Dumont

# ANAÉROBIOSE

DU

## BACILLE COMMUN DE L'INTESTIN

ET DE

## QUELQUES AUTRES BACTÉRIES

PAR

MANILLE IDE

INTERNE A L'HÔPITAL S^t^-PIERRE DE LOUVAIN,
ASSISTANT A L'INSTITUT CYTOLOGIQUE DE L'UNIVERSITÉ.

(Travail du laboratoire d'anatomie pathologique et de pathologie expérimentale de Louvain.)

(*Mémoire déposé le* 30 *août* 1891.)

# ANAÉROBIOSE DU BACILLE COMMUN DE L'INTESTIN

## INTRODUCTION.

Certains schizomycètes ne peuvent se passer de l'oxygène libre; d'autres, au contraire, sont incapables de proliférer en sa présence; enfin, il en existe une troisième classe, qui se développent en présence de l'oxygène comme en son absence. Ces derniers, il est vrai, pullulent plus rapidement quand ils ont de l'oxygène à leur disposition; mais, même quand ils en sont privés complétement, ils fournissent encore une multiplication abondante.

Parmi eux se rangent, comme Liborius (1) l'a démontré, un grand nombre d'espèces pathogènes, et aussi des espèces saprophytes.

D'où leur vient cette propriété de pouvoir végéter dans des conditions si diverses? Pourraient-ils emprunter au sucre ou à d'autres substances l'énergie nécessaire à leur développement? Pasteur a démontré que lorsque la levure de bière est ensemencée dans un milieu nutritif privé de sucre, mais au sein duquel l'oxygène a libre accès, elle se développe avec une certaine abondance; si l'on empêche l'arrivée du gaz respirable, le développement est presque nul, mais si l'on remplace l'oxygène par du glucose, la pullulation s'opère avec rapidité. Dans ces conditions le glucose remplace l'oxygène.

En est-il de même pour les microbes capables de végéter à la fois en présence de l'air et en son absence? Suppléent-ils par la décomposition du glucose à la privation de gaz respirable? C'est un point sur lequel la science n'est pas fixée, et sur lequel il n'existe pas jusqu'ici, croyons-nous, de recherches méthodiques.

(1) P. Liborius : *Beiträge zur Kenntniss des Sauerstoffbedürfnisses der Bacterien*; Zeitschr. f. Hyg., B. I, 1886.

Cette étude nous a paru intéressante, non seulement au point de vue biologique pur, mais aussi en ce que la connaissance de la physiologie des êtres inférieurs ne peut être qu'utile aux notions si importantes de la virulence et de l'immunité.

Comme objet d'étude nous avons choisi le *bacillus coli communis* (Escherich). Cet organisme n'a pas été étudié par Liborius, mais les expériences d'Escherich (1) indiquent déjà suffisamment que cet organisme se place parmi ceux qui végètent avec vigueur non seulement en présence de l'air, mais aussi en son absence. Les recherches de Baginsky (2) et surtout celles de Scruel (3) ont fait ressortir cette propriété avec plus d'évidence encore.

Dans ce choix, nous avons encore été guidé par deux autres motifs :

1° Le *bacillus coli communis* est connu depuis les travaux de L. Laruelle comme un organisme pathogène, dont l'importance va grandissant tous les jours.

2° Par la fermentation il donne naissance à de notables quantités d'acides formique, acétique et lactique (Baginsky, Scruel). Ces trois acides renferment plus d'oxygène que le glucose, et, à première vue, il semble que la fermentation s'accompagne d'une absorption d'oxygène plutôt que d'une émission de ce gaz; si cette supposition se vérifiait, la fermentation ne pourrait pas avoir pour but de fournir du gaz respirable.

Pour ces différents motifs, le bacille de l'intestin a fait l'objet principal de nos recherches; mais nous avons également compris quelques autres espèces dans nos expériences. Ces dernières n'ont pas fait l'objet d'observations nombreuses, mais nous avons néanmoins jugé bon d'en publier les résultats. Ils trouveront leur place à la fin du travail.

Nous nous sommes posé les trois questions suivantes :

1° L'oxygène est-il utile au développement du bacille commun de l'intestin?

2° Dans l'affirmative, peut-il être remplacé par le glucose?

3° La fermentation fournit-elle de l'oxygène?

---

(1) Th. Escherich : *Die Darmbacterien des Säuglings;* Stuttgard, 1886.

(2) A. Baginsky : *Zur Biologie der normalen Milchkothbacterien,* II. Mittheilung; Zeitschr. f. phys. Chem., B. XIII, 1889.

(3) V. Scruel : *Contribution à l'étude de la fermentation du bacille commun de l'intestin;* La Cellule, T. VII, 1891.

## Première Question.

*L'oxygène est-il utile au développement du bacille commun de l'intestin ?*

Cette question ne peut être tranchée qu'à la condition d'opérer avec des bouillons non sucrés. En effet, si le sucre, comme Pasteur et d'autres l'admettent, peut remplacer l'oxygène, il doit être absolument écarté, sans quoi on s'expose à ne pas saisir les conséquences de la privation d'air. Aussi les bouillons, avec lesquels nous avons opéré pour résoudre cette première question, ne renferment-ils pas de glucose; voici leur composition :

| | |
|---|---|
| Eau . . . | 100. |
| Peptone . . | 1. |
| Extrait de viande | 0,5. |

Neutralisation par le carbonate de sodium.

Un bouillon ainsi préparé fut divisé en deux moitiés; l'une, *A*, est destinée à être traversée par un courant d'air; l'autre, *B*, est recouverte d'une couche épaisse d'huile. Les deux portions furent inoculées et portées à la couveuse.

Le lendemain, le ballon *A* présente un trouble très accentué, le ballon *B* un trouble très léger, et à l'examen microscopique on constate dans le ballon *A* un nombre d'organismes beaucoup plus considérable que dans le second.

Cette expérience semble établir que, dans les milieux non sucrés, l'oxygène joue un rôle important dans la nutrition et qu'il la favorise considérablement. Afin d'établir ce fait d'une manière certaine, nous avons recommencé l'expérience plusieurs fois.

Pour évaluer l'intensité du développement, nous prenons comme points de repère :

1° Le trouble plus ou moins considérable du bouillon.

2° Le nombre d'organismes constatés au microscope.

3° Le nombre de colonies qui se développent sur une plaque, après ensemencement avec une quantité déterminée de la culture, diluée préalablement dans une certain quantité d'eau distillée et stérilisée. Nous tenons à faire remarquer dès à présent que la quantité de culture employée et le

degré de dilution ont varié souvent d'expérience à expérience, de sorte que les chiffres obtenus n'ont qu'une valeur relative; ils expriment uniquement la proportion d'organismes développés dans une même expérience.

Les résultats de quatre expériences confirmatives de celle déjà rapportée sont exposés dans le tableau suivant.

TABLEAU I.

| DURÉE DE LA FERMENT. | PASSAGE D'AIR | | | SOUS L'HUILE | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | ASPECT | EXAMEN MICR. | NOMBRE DE COLON. | ASPECT | EXAMEN MICR. | NOMBRE DE COLON. |
| 1e exp. 1 jour | Trouble fort | Bacilles très nombreux | 3925 | Trouble peu accentué | Moins de bacilles | 253 |
| 2e exp. 2 jours | » | » | 16381 | Trouble faible | » | 336 |
| 3e exp 3 jours | » | » | | » | » | |
| 4e exp. 5 jours | Tr. très fort | » | | » | » | |

L'inoculation dans ces différentes expériences a été faite au moyen du fil de platine. Pour écarter l'objection que le nombre de microbes introduits a pu varier et influencer plus ou moins les résultats obtenus, nous avons inoculé les bouillons du tableau II avec des quantités égales d'une émulsion. En outre, les ballons ont reçu de la craie, destinée à neutraliser les acides au fur et à mesure de leur formation, et à permettre au développement de se faire d'une façon bien plus intense. Malgré ces modifications, les résultats sont les mêmes : pullulation abondante dans la portion aérée, pullulation moins forte dans la portion maintenue sous l'huile.

TABLEAU II.

Il comprend deux expériences.

| DURÉE EN HEURES | COURANT D'AIR | | | SOUS L'HUILE | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | ASPECT | EXAMEN MICR. | NOMBRE DE COLON | ASPECT | EXAMEN MICR. | NOMBRE DE COLON. |
| 1e exp., 24 h. | Trouble fort | Beauc d'org. | | Trouble | Moins d'org. | |
| 2e exp., 24 h. | » | » | 16125 | » | » | 4852 |

*En conséquence, le passage continu de l'air est favorable au développement.* Est-ce par l'oxygène qu'il apporte aux organismes, ou par le

mouvement qu'il imprime au liquide? L'expérience telle qu'elle a été faite ne permet pas de trancher la question. C'est pourquoi nous avons modifié notre méthode en remplaçant les cultures en couches épaisses, traversées incessamment par des bulles d'air, par des cultures en couches très minces, sans passage d'air.

Ces cultures ont été faites dans des bouteilles plates, couchées horizontalement, et dans lesquelles l'épaisseur du bouillon ne dépassait pas deux millimètres. Dans ces conditions la culture est soumise, peut-on dire, dans toutes ses parties à l'influence directe de l'air, et ce contact intime est de plus favorisé par les mouvements du bacille, qui, comme on le sait, possède une motilité propre assez considérable.

Dans les bouteilles plates, le bouillon se concentre un peu par suite de la large surface d'évaporation; mais pas assez pour influer sensiblement sur les résultats, comme nous nous en sommes assuré.

Les bouillons témoins anaérobies sont, ici encore, protégés contre l'air par une épaisse couche d'huile.

Les trois expériences exécutées d'après ce plan sont consignées dans le tableau suivant.

TABLEAU III.

| DURÉE DE LA FERMENT. | A. BOUTEILLES PLATES | | | B. CULTURES SOUS L'HUILE | | | REMARQUES |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | ASPECT | ASPECT AU MICR. | NUMÉR. | ASPECT | ASPECT AU MICR | NUMÉR. | |
| 1e exp. 14 h. | Trouble accentué | Beaucoup de bacilles | | Trouble léger | Peu de bacilles | | Pas d'addition de craie |
| 2e exp. 24 h. | Trouble fort | » | 13651 | Trouble | Moins de bac. | 48511 | Addition de craie |
| 3e exp. 24 h. | » | » | | » | » | | » |

Dans la deuxième et la troisième expérience, l'inoculation a été faite avec une quantité égale d'émulsion de culture. Le nombre initial d'organismes est donc le même; la différence provient réellement des conditions diverses du développement. Quant aux résultats, ils concordent parfaitement avec ceux que nous avons obtenus quand l'aération était produite par le passage incessant de bulles d'air, et ils établissent péremptoirement que l'intensité du développement dans les bouillons aérés n'est pas due à l'agitation du liquide, mais à l'influence de l'oxygène.

Cette influence peut du reste se démontrer très clairement d'une autre façon : par des cultures en couches d'épaisseur variable. Dans les couches les plus minces, le trouble est très marqué, et il diminue progressivement au fur et à mesure que l'épaisseur augmente. Outre que ces expériences établissent d'une façon très instructive l'action bienfaisante de l'oxygène, elles sont intéressantes à un autre point de vue, car elles nous apprennent jusqu'à quelle profondeur l'air peut exercer la plénitude de sa puissance dans un liquide au repos.

Ces expériences forment les tableaux IV et V. Neutralisation par $Na_2CO_3$. Inoculation avec des quantités de microbes proportionnelles à la masse de liquide à ensemencer. Durée de la fermentation 20 heures.

TABLEAU IV.

| | HAUTEUR DE LA COUCHE DE LIQ. EN MILLIM. | RÉSULTATS |
|---|---|---|
| *a* | 2 | Trouble intense sans différence appréciable à la vue. |
| *b* | 5 | |
| *c* | 10 | Trouble notablement moindre. Entre *c* et *d* la différence est très petite, mais évidente en faveur de *c*. |
| *d* | 20 | |
| *e* | 60 | Un peu moins trouble que *d*. |
| *f* | 20 + 20 d'huile | Simple opalescence. |

TABLEAU V.

| | HAUTEUR DE LA COUCHE DE LIQ. EN MILLIM. | RÉSULTATS |
|---|---|---|
| *a* | 2 | Trouble très fort. |
| *b* | 5 | Trouble sensiblement moindre. |
| *c* | 10 | |
| *d* | 30 | Trouble beaucoup moindre. *e* légèrement moins trouble que *d*. |
| *e* | 20 + 20 d'huile | |

Il ressort nettement de ces deux expériences que la pullulation est d'autant plus en souffrance que la hauteur du liquide est plus considérable. La disette d'oxygène se fait déjà sentir quand la hauteur est d'un centimètre.

Nous pouvons tirer de toutes ces recherches la conclusion suivante : *dans les bouillons non sucrés, l'oxygène libre favorise considérablement la pullulation du bacille commun de l'intestin.*

Dans les bouillons maintenus sous l'huile, il y a toujours eu développement ; en général pourtant il est très faible. Peut-on conclure de ce fait que le bacille de l'intestin est à même de se passer d'oxygène d'une façon absolue, à condition toutefois de ne manifester qu'une vitalité très affaiblie? Nous n'oserions pas l'affirmer. Car nous ne pouvons pas garantir que dans les manipulations nécessaires pour apprêter et ensemencer les ballons avec huile, il ne se soit réintroduit des traces d'oxygène. Pour l'étude que nous poursuivons, cette question est du reste indifférente. En effet, notre but n'est pas de rechercher si le bacille peut se passer complétement d'oxygène, mais bien dans quelles limites il peut suppléer à la privation de ce gaz par la décomposition de certaines substances, telles que le glucose. Envisagées à ce point de vue, nos expériences atteignent parfaitement leur but, et sont à l'abri de toute critique.

## Deuxième Question.

*L'oxygène peut-il être remplacé par le glucose?*

Nous venons de voir que, dans les milieux non sucrés, le bacille de l'intestin se développe beaucoup mieux quand il est soumis à l'influence de l'oxygène que lorsqu'il est soustrait à cette influence. Nous devons à présent examiner ce qui arrive quand on ajoute du glucose aux bouillons conservés sous l'huile. Le tableau suivant résume deux expériences de cette nature. La grande colonne de gauche nous renseigne sur la façon dont se comporte la culture *en couche mince, mais non sucrée*; celle de droite, sur l'état d'une culture *sous l'huile, mais additionnée de glucose.*

TABLEAU VI.

Addition de craie.

| DURÉE DE LA FERMENT. | CULTURES AÉRÉES SANS GLUCOSE | | | CULTURES SOUS L'HUILE AVEC GLUCOSE | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | ASPECT | EX. MICR. | NOMBRE DE COLONIES | ASPECT | EX. MICR. | NOMBRE DE COL. |
| 6 h. | Trouble très marqué | Beaucoup de bacilles | 723 | Trouble très marqué, ferm. débutante | Beaucoup de bacilles | 954 |
| 21 h. | Trouble intense | Bacilles très nombr. | 3561 | Trouble et fermentation intenses | Bacilles très nombr. | 7106 |

Comme on le voit, les rapports sont complétement changés. Dans nos premières expériences, les milieux aérés présentaient la pullulation la plus riche. Ici c'est l'inverse : le milieu sucré, mais soustrait à l'air, compte plus de microbes que le milieu non sucré, mais oxygéné. *Le sucre est donc apte à remplacer l'oxygène*; non seulement il assume le rôle de ce gaz, mais il s'en acquitte avec plus d'efficacité. *Le glucose constitue un aliment supérieur à l'oxygène*, et, si l'on a en vue une multiplication abondante, il est préférable de soustraire l'oxygène que de soustraire le glucose.

*Le maximum de développement est atteint dans les cultures qui sont à la fois sucrées et aérées.* Le tableau suivant fait ressortir ce fait. Il comprend trois expériences, composées chacune de deux cultures sucrées, dont l'une est aérée et l'autre conservée sous l'huile. De la craie a été ajoutée aux six ballons.

TABLEAU VII.

| DURÉE DE LA FERMENT. | A. A L'AIR | | B. SANS AIR | |
|---|---|---|---|---|
| | ASPECT | NOMBRE DE COLONIES | ASPECT | NOMBRE DE COLONIES |
| 1e ex. 21 h. | Trouble et ferm. intenses | 4950 | Trouble et ferm. intenses | 4596 |
| 2e ex. 21 h. | » | 5861 | » | 3563 |
| 3e ex. 24 h. | » | 12562 | » | 9541 |

Partout l'avantage est en faveur des cultures aérées. Ce fait peut très bien s'expliquer par la présence, d'un côté de deux aliments, sucre et oxygène, de l'autre, du sucre seulement. Mais pour expliquer la différence, il n'est pas absolument nécessaire de recourir à cette interprétation; le retard observé dans la colonne B pouvant dépendre simplement de l'accumulation de l'anhydride carbonique, qui, comme SCRUEL (1) l'a démontré, exerce une action d'arrêt très marquée sur la multiplication du bacille de l'intestin.

On peut résumer les expériences précédentes, dans les propositions suivantes :

1° Au sein des bouillons composés exclusivement de peptone et d'extrait de viande, le développement est activé considérablement par le libre accès de l'oxygène. Celui-ci constitue donc un aliment.

(1) V. SCRUEL : Op. cit., p. 190 et suivantes.

2° Le glucose peut remplacer l'oxygène, et cela d'une façon si avantageuse que le développement est plus rapide dans les milieux sucrés, mais non aérés, que dans les milieux où l'oxygène remplace le sucre. Le glucose est donc un meilleur aliment que l'oxygène.

3° Le développement prend son plus grand essor quand il se fait à la fois sous l'influence de l'air et sous celle du glucose : soit parce que ces deux corps additionnent leur puissance nutritive, soit parce que, dans ces conditions, l'acide carbonique qui retarde la multiplication peut s'échapper plus librement.

Le bacille commun de l'intestin jouit, en un mot, des deux vies aérobie et anaérobie de PASTEUR; il utilise l'oxygène libre, et, lorsqu'il n'en a pas à sa disposition, il y supplée, très avantageusement même, en décomposant le glucose. Seulement, chez le bacille de l'intestin, ces deux vies ne sont pas séparées; elles coexistent dès que les deux aliments sont en présence; et, comme SCRUEL l'a montré, la décomposition du glucose s'opère de la même façon, en donnant les mêmes produits dans les milieux sucrés aérés que dans ceux qui ne le sont pas. Il n'y a qu'une différence, toute secondaire, portant sur la rapidité de la décomposition.

## Troisième Question.

*La fermentation du sucre fournit-elle de l'oxygène?*

On sait par les travaux de BAGINSKY (1) que la fermentation du sucre par le bacille commun fournit trois acides : l'acide formique, l'acide acétique et l'acide lactique. Or ces acides, réunis ensemble, dans n'importe quelle proportion, sont plus riches en oxygène que le glucose.

$$CH_2O_2 + C_2H_4O_2 + C_3H_6O_3 = C_6H_{12}O_6$$

Ils renferment un atome d'oxygène de plus que le glucose, $C_6H_{12}O_6$. Comment dans ces conditions la fermentation peut-elle être une source d'oxygène?

La réponse à cette question est simple. Tout le sucre disparu ne devient pas acide. On peut le démontrer facilement en comparant les quantités d'acides formés à celle du sucre disparu. C'est ce que nous allons faire en passant en revue chacun de ces acides.

(1) A. BAGINSKY : Op. cit.

L'acide formique ne se rencontre dans les cultures qu'en très petite quantité (Baginsky); en réalité il s'en forme des quantités plus fortes, mais qui subissent presque immédiatement la décomposition en hydrogène et en anhydride carbonique (Scruel). Chaque molécule d'acide fournissant une molécule d'hydrogène, il est très facile d'évaluer la quantité d'acide formique produit. Il suffit pour cela de recueillir tous les gaz de la fermentation, d'absorber l'anhydride carbonique par la potasse caustique et de mesurer le volume restant de gaz. Nous avons, dans une première expérience, recueilli les gaz sur de l'eau salée, au moyen d'un tube recourbé partant de l'embouchure du ballon; dans les autres, nous avons rempli un eudiomètre à moitié de bouillon et à moitié de mercure, et nous l'avons renversé sur du mercure.

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1re | expér., | en 24 h., | 8,4 | milligr. | d'hydrog. | pour 4,36 | gr. de sucre détruit. |
| 2me | — | en 12 h., | 3,4 | — | — | 0,079 gr. | — — |
| 3me | — | en 22 h., | 1,5 | — | — | 0,387 gr. | — — |
| 4me | — | en 48 h., | 14,6 | — | — | 4,95 gr. | — — |

Les 8,4 — 3,4 — 1,5 — 14,6 milligr. d'hydrogène correspondent à 0,19 — 0,07 — 0,034 — 0,33 gr. d'acide formique, qui représentent à leur tour 17 — 31 — 34 — 25 o/o du sucre détruit, donc la plus petite partie seulement. Les petites quantités d'acide formique non décomposé qui restent dans la culture ne sont pas de nature à modifier sensiblement ce résultat. Au contraire, nos chiffres, loin d'être trop faibles, sont supérieurs à la réalité, car nous avons compté comme hydrogène le méthane qui se forme en proportion assez considérable lors de la fermentation, et qui n'est pas absorbé par la potasse caustique.

L'acide acétique ne représente également qu'une faible proportion du sucre détruit. Il suffit de comparer à ce sujet, dans le travail de Scruel, le poids d'acétate obtenu par la distillation à celui du sucre décomposé. Dans une des expériences de cet auteur, expérience qu'on peut prendre comme type et qui est relatée à la page 201 de son travail, la quantité de sucre détruit étant de 8,28 gr. dans un des deux ballons et de 7,80 gr. dans l'autre, la distillation fournit respectivement 1,87 et 1,76 gr. d'acétate de baryum; ce qui représente 0,88 et 0,82 gr. d'acide acétique. En réalité, la quantité d'acide formé est plus grande.

C'est ce que démontre une expérience préliminaire de Scruel. Si l'on distille aux deux tiers un bouillon renfermant 2 o/o d'acétate de calcium et

qu'on recommence l'opération après avoir ajouté assez d'eau pour ramener le bouillon à son volume primitif, on obtient à la distillation un rendement d'un peu plus de la moitié du poids de l'acétate. Ainsi, dans une expérience, 4 gr. d'acétate lui fournirent 2,26 gr. de ce sel. La perte est donc presque de la moitié. Pour simplifier le calcul, supposons qu'elle soit égale à la moitié. Pour avoir la quantité réelle d'acide acétique formé, nous devons donc multiplier par 2 nos chiffres 0,88 et 0,82, ce qui nous donne 1,76 et 1,64 gr., poids maximum d'acide issu de la fermentation de 8,28 gr. de glucose.

Enfin, l'acide lactique lui aussi ne représente qu'une faible fraction du sucre disparu. Dans la même expérience comportant une destruction de glucose de 8,28 gr., Scruel put extraire des deux bouillons respectivement 0,545 et 0,523 gr. de lactate de zinc, correspondant à 0,40 et 0,38 d'acide lactique. L'extraction entraîne ici également des pertes, de sorte que ces chiffres sont inférieurs à la quantité produite par la fermentation. Supposons que la moitié se soit perdue, ce qui est certainement un chiffre exagéré, nous obtenons 0,80 et 0,76 d'acide lactique.

Additionnons à présent les poids d'acide acétique et d'acide lactique.

| | 1re Série. | 2me Série. |
|---|---|---|
| Acide acétique | 1,76 | 1,64 |
| Acide lactique | 0,80 | 0,76 |
| | 2,56 | 2,40 |

Si nous les soustrayons de la quantité de sucre détruit, nous obtenons les chiffres 5,72 et 5,98, représentant le poids de sucre qui ne s'est pas transformé en acides acétique et lactique. Le calcul nous a déjà montré plus haut que le chiffre restant ne fournit de l'acide formique que pour une portion. Il reste donc une certaine quantité de glucose, plus du tiers, qui fournit des composés non acides.

Nos chiffres deviennent encore plus frappants si l'on se rappelle les points suivants :

1° Le méthane a été compté comme hydrogène.

2° Nous avons exagéré à dessein les pertes d'acide acétique et d'acide lactique dues aux manipulations.

3° Les trois acides renferment un atome d'oxygène de plus que la molécule de glucose, atome que nous avons injustement soustrait du poids de sucre, car, en réalité, il a une origine différente.

*Nous pouvons donc conclure qu'une grande partie du glucose, peut-être la moitié, se transforme en corps qui ne sont pas de nature acide.*

Quels sont ces corps?

Ils sont encore très mal connus. Parmi eux se range le méthane, mais il ne se produit qu'en quantité minime.

Baginsky a observé que les premières portions qui passent à la distillation fournissent avec l'iode et la potasse caustique un précipité d'iodoforme. Le précipité est peu abondant, et Baginsky incline à le considérer comme étant dû en partie à l'acétone dans les cultures âgées de 20 jours.

A la suite d'expériences non publiées, Scruel put se convaincre que le corps donnant ce précipité ne se produit que lorsque les bouillons renferment du glucose. Ainsi, on ne l'obtient ni avec les bouillons composés exclusivement de peptone et d'extrait de viande, ni avec ceux qui renferment en outre du formiate, de l'acétate ou de lactate du calcium. On doit donc placer son origine dans le glucose.

Nous avons vu que Baginsky le considère comme étant partiellement de l'acétone; mais la réaction sur laquelle il fonde sa supposition ne permet pas de tirer cette conclusion. Car, s'il est exact que l'iode et la potasse caustique donnent avec ce liquide un précipité d'iodoforme, il est vrai également qu'on obtient le même précipité avec beaucoup d'autres produits, parmi lesquels plusieurs alcools, entre autres l'alcool éthylique et différentes aldéhydes.

La seule forme sous laquelle la réaction iodoformique ait de la valeur pour reconnaître l'acétone est celle indiquée par Gunning, et dans laquelle l'ammoniaque remplace la potasse caustique et la teinture d'iode, la solution d'iode iodurée. Or, en opérant avec ce réactif, nous n'avons jamais obtenu la moindre réaction, même avec un bouillon laissé pendant 20 jours dans la couveuse.

Il nous est donc permis de conclure que le corps en question n'est pas de l'acétone. Mais, d'un autre côté, nous demeurons dans l'ignorance sur sa nature. Tout ce que nous pouvons affirmer c'est qu'il est très volatil, car il passe presque entièrement dans les vingt premiers centimètres cubes distillés, le bouillon étant p. ex. de 200 cc., et qu'il se produit en proportion plus forte que Baginsky semble l'indiquer; car, au lieu d'un précipité léger, nous avons obtenu des précipités relativement volumineux.

Cette différence s'explique peut-être parce que nous avons fait d'ordinaire la distillation après un ou deux jours de fermentation, tandis que Baginsky a attendu au moins quelques jours. La grande volatilité du corps donnant l'iodoforme fait qu'il se répand continuellement dans l'air, et cette

diffusion est encore favorisée par le dégagement de gaz. Il est probable que, si l'on se mettait dans des conditions convenables, on pourrait recueillir ce produit en quantité plus considérable.

Voilà tout ce que nous savons sur les corps qui naissent à côté des acides : le méthane et le corps donnant la réaction d'iodoforme par le procédé de LIEBEN, mais pas par celui de GUNNING.

Le méthane ne renferme pas d'oxygène, sa production rend donc disponible une certaine quantité de gaz respirable. En admettant, que la substance volatile fournissant l'iodoforme soit une aldéhyde, ou plutôt un alcool renfermant plus de deux atomes de carbone, on a une nouvelle source de gaz respirable, qui peut servir à la fois à livrer l'oxygène pour la formation des acides et pour la respiration. Quoi qu'il en soit, *la production d'acides plus riches en oxygène que le glucose, dans la fermentation du bacille commun de l'intestin, ne doit pas faire rejeter la théorie qui prétend que la fermentation a pour but de fournir aux organismes inférieurs le gaz respirable libre qui leur fait défaut.* On ne pourrait être amené à cette conclusion qu'en oubliant de tenir compte des autres produits de la fermentation, parmi lesquels il y en a certainement de moins oxygénés que le glucose.

Nous avons vu plus haut que le sucre est plus favorable au développement du bacille de l'intestin que l'oxygène. Ce fait nous apprend que le rôle de la fermentation ne consiste pas uniquement à remplacer l'action de l'oxygène libre, mais aussi, sans doute, à fournir des chaînons de carbone pour l'édification de la matière vivante.

Encore un mot touchant la façon dont la décomposition de sucre s'opère. Nous savons qu'il fournit trois acides : les acides formique, acétique et lactique. Comment se forment ces acides ? Dérivent-ils tous les trois à la fois d'une seule molécule de glucose par l'addition d'un atome d'oxygène? C'est une première hypothèse qu'on peut formuler. Mais nous devons confesser que nous sommes plutôt partisan d'une seconde hypothèse, d'après laquelle chaque acide, deux tout au plus, dériverait d'une seule molécule de glucose. Ce dernier subirait une décomposition suivant deux ou trois processus différents. Une partie de la molécule deviendrait acide; l'autre fournirait le méthane, le corps volatil donnant l'iodoforme et même d'autres produits, parmi lesquels certains serviraient peut-être directement à la nutrition. Quoi qu'il en soit, on peut affirmer sans crainte de se tromper que la fermentation du glucose n'est pas un phénomène aussi simple qu'on

pourrait le supposer; c'est un phénomène complexe dont le mécanisme intime ne nous est encore que très imparfaitement connu. Avant de le mettre en équation, il sera nécessaire de connaître tous les produits de cette fermentation.

## Organismes Divers.

Outre le bacille commun, nous avons compris dans le cercle de nos recherches plusieurs autres microbes : le *bacillus lactis aerogenes*, le *streptococcus pyogenes*, le *bacillus pyogenes fœtidus*, le *bacillus cyanogenus*.

Pour juger du degré de multiplication, nous avons pris comme points de repère :

1° *Le trouble*. Malgré sa simplicité, ce signe constitue, somme toute, le meilleur critère du développement. En effet, comme on peut en juger au microscope, il est produit uniquement par les organismes, et il est en relation directe avec leur nombre.

2° *La numération*. Dans les expériences suivantes, nous nous sommes le plus souvent contenté de faire la numération directe des microbes au moyen de l'appareil de Zeiss pour la numération des globules du sang. Plusieurs fois pourtant nous avons fait des plaques avec une quantité déterminée de culture; mais ce procédé, qui est excellent quand il porte sur des organismes qui ne s'agglomèrent pas, devient défectueux quand on l'applique aux microbes réunis en chaînettes plus ou moins longues, ou en zooglées plus ou moins volumineuses; il donne alors des chiffres inexacts, considérablement inférieurs à la réalité.

Notons encore que nous avons fait généralement un dosage du glucose avant et après l'ensemencement, afin de déterminer la quantité disparue.

Chaque série d'expériences se comporte de quatre sortes de bouillons :

A. Bouillon sans sucre, mais exposé à l'air en couche très mince, dans une bouteille plate. Composition du bouillon : Eau 100; peptone 1; extrait de viande 0,5. Addition de craie.

B. Bouillon sans sucre, de même composition que le précédent, mais conservé sous une épaisse couche d'huile.

C. Bouillon composé comme les précédents, plus 3 o/o de glucose et exposé en couche mince à l'air.

D. Même bouillon que C, c'est-à-dire avec glucose, mais conservé sous l'huile.

## BACILLUS LACTIS AEROGENES (BACTÉRIE PYOGÈNE DES VOIES URINAIRES).

Ce bacille présente avec le bacille commun beaucoup d'analogies, aussi bien au point de vue de l'habitat que de ses propriétés morphologiques, physiologiques et pathologiques. Les résultats de quatre expériences sont contenus dans le tableau suivant.

On sait que ce bacille fait fermenter le sucre à peu près comme le bacille commun.

| DURÉE | A. SANS SUCRE A L'AIR | | B. SANS SUCRE SOUS L'HUILE | | C. AVEC SUCRE A L'AIR | | D. AVEC SUCRE SOUS L'HUILE | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | ASPECT | NUM. DIRECTE | ASPECT | NUM. DIRECTE | ASPECT | NUM. DIRECTE | ASPECT | NUM. DIRECTE |
| 14 heur. | Trouble intense | 25 | Trouble léger | 3 | Ferment. et trouble intenses | 40 | Ferment. faible et tr. moyen | 10 |
| 2 jours | » | 58 | » | 7 | » | 52 | » | 19 |
| 3 » | » | 41 | » | 11 | » | 62 | » | 21 |
| | | NUM. PAR PLAQUE | | NUM. PAR PLAQUE | | NUM. PAR PLAQUE | | NUM. PAR PLAQUE |
| 16 heur. | » | 178 | » | 38 | » | 176 | » | 111 |

Ce tableau nous apprend que, entre la fermentation du bacille commun de l'intestin et celle du bacille aérogène, il existe beaucoup de ressemblance. Mais il y a aussi des différences.

Les points d'analogie sont les suivants :

Minimum de développement dans le milieu qui n'est ni sucré ni aéré (colonne B).

Maximum de développement dans le milieu sucré et aéré (col. C).

Développement presque aussi intense en moyenne que le précédent dans le bouillon non sucré, mais aéré (col. A).

Quant à la différence, elle porte sur le milieu non aéré dans lequel le sucre est appelé à remplacer l'oxygène. Tandis que le bacille de l'intestin se tire mieux d'affaire avec le glucose qu'avec l'oxygène, *le bacille aérogène ne parvient que très imparfaitement à suppléer par le sucre à l'oxygène* (col. D). La culture non sucrée mais aérée nous donne les chiffres 25, 58, 41, 178; les cultures non aérées mais sucrées, respectivement les chiffres 10, 19, 21 et 111. Une certaine suppléance est pourtant indéniable : on peut s'en convaincre en comparant la colonne D à la colonne B.

Comme les analyses nous l'ont montré, le développement rapide dans

le bouillon sucré et aéré, comparativement au bouillon sucré dépourvu, oxygène, correspond à une destruction plus abondante du sucre. Dans les bouillons aérés, il n'existait plus que des traces de glucose après 16 heures. Après le même laps de temps, le bouillon correspondant non aéré en renfermait plus de 2,50/0, et après 3 jours on pouvait encore en déceler 1,50/0. Il est difficile de fixer la cause de ce ralentissement de la fermentation. Est-ce la privation d'oxygène ou l'accumulation de l'anhydride carbonique? La question ne peut pas être résolue par nos expériences. Il est possible que les deux facteurs interviennent ensemble.

A. Morelle(1) a découvert le fait intéressant que le bacille aérogène est identique avec le bacille infectieux ordinaire des organes urinaires. Nous avons procédé avec ce bacille comme avec le bacille aérogène des selles, et nous avons pu nous convaincre qu'il n'est pas possible de trouver de différence entre les deux organismes, quelles que soient les conditions du développement. Ils sont influencés dans la même proportion par l'absence ou la présence de sucre. Ainsi, en regard des chiffres 178, 28, 176, 111 donnés par le bacille aérogène des selles, le bacille de la vessie nous fournit respectivement les chiffres 152, 31, 168, 103. C'est encore un trait de similitude à ajouter à ceux décrits par Morelle.

## BACILLUS PYOGENES FŒTIDUS.

Cet organisme présente dans ses cultures beaucoup de ressemblance avec le bacille commun de l'intestin. La différence la plus importante entre les deux (2) est que le premier est dépourvu de la propriété de faire fermenter le sucre. Il le décompose néanmoins avec énergie, comme on le verra plus bas. Il nous a semblé intéressant de rechercher s'il retirait quelque profit de cette décomposition. A la numération directe par le compteur de Zeiss nous obtînmes les chiffres suivants :

| DURÉE | A. A L'AIR | | B. SOUS L'HUILE | |
|---|---|---|---|---|
| | SANS SUCRE | AVEC SUCRE | SANS SUCRE | AVEC SUCRE |
| 14 heures | 24 | 25 | 13 | 11 |
| 24 » | 36 | 38 | 12 | 11 |
| 40 » | 78 | 66 | 17 | 19 |
| 48 » | 62 | 64 | 14 | 18 |
| 4 jours | 82 | 76 | 12 | 14 |

(1) A. Morelle : *Étude bactériologique sur les cystites;* La Cellule, t. VII, 1891.

(2) Fr. Vendrickx : *Contribution à l'étude de l'action pathogène du bacille commun de l'intestin;* La Cellule, t. VI, 1890.

Ainsi le bénéfice tiré du sucre est, peut-on dire, nul, aussi bien à l'air qu'à l'abri de l'air ; et pourtant la substance hydrocarbonée a subi une décomposition sensiblement aussi avancée que dans les cultures des deux bacilles intestinaux. En effet, après 4 jours, des 3 o/o de glucose il ne restait plus que 0,5 o/o dans les cultures aérées, et 1,5 o/o dans les autres.

L'examen à l'œil nu des cultures faisait déjà prévoir ce résultat. Tandis que les cultures aérées présentaient un trouble notable, les cultures non aérées n'offraient qu'un trouble léger. Il était égal dans les bouillons de la même catégorie, A et B.

En conséquence, *le glucose ne peut pas remplacer l'oxygène pour le bacille pyogène fétide, il est néanmoins décomposé en forte proportion, sans que cette décomposition paraisse être d'une utilité sensible pour le développement.* A ce point de vue cet organisme prend à côté des bacilles intestinaux une place à part.

## BACILLUS CYANOGENUS.

Le bacille du lait bleu est classé par Liborius parmi les organismes qui ont le plus grand besoin d'oxygène. Nos expériences confirment ce fait. En outre, elles montrent que le *glucose n'a pas plus d'action sur la multiplication de cet organisme que sur le bacille pyogène fétide.* Sa destruction est à la vérité plus lente, mais encore bien accusée.

A l'air, le développement se fait rapidement; après quinze jours on ne retrouve plus que 1 o/o des 3 o/o de glucose.

A l'abri de l'air, le trouble est presque imperceptible, aussi bien dans le bouillon sucré que dans le bouillon non sucré. Après quinze jours, nous retrouvâmes encore 2,5 o/o de glucose.

Voici les chiffres obtenus à la numération directe.

| DURÉE | A. A L'AIR | | B. SOUS L'HUILE | |
|---|---|---|---|---|
| | SANS SUCRE | AVEC SUCRE | SANS SUCRE | AVEC SUCRE |
| 14 heures | 34 | 15 | 2 | 1,5 |
| 42 » | 26 | (1) | 1 | 1 |
| 4 jours | (1) | 30 | 1,2 | 1,3 |

(1) Les bacilles sont accolés en petits groupes, ce qui rend la numération impossible.

## STREPTOCOCCUS PYOGENES.

Les expériences faites avec cet organisme, qui décompose le sucre sans dégagement de gaz, nous permettent de conclure :

1° A l'abri de l'air, les streptocoques *se développent très peu* ; la différence entre les bouillons sucrés et non sucrés est *imperceptible*.

2° A l'air, les streptocoques *se développent bien* et donnent en 24 heures un trouble moyen. Ici l'addition de sucre paraît légèrement favorable à leur développement, mais la question est encore douteuse.

En conséquence :

1° La présence d'air atmosphérique est nécessaire au streptocoque pour son développement normal.

2° Le sucre ne supplée nullement à cette absence d'air, bien qu'il soit détruit par le microbe.

## PHÉNOMÈNES DE NUTRITION DU BACILLE COMMUN DE L'INTESTIN.

Grâce aux travaux dont le bacille commun de l'intestin a été l'objet, les phénomènes intimes de sa nutrition ont été élucidés sur un bon nombre de points. Les différentes conclusions auxquelles les auteurs sont arrivés sont encore éparses ; aussi, croyons-nous faire œuvre utile en les résumant dans les propositions suivantes. Elles constitueront une espèce de vue d'ensemble des manifestations vitales de cet organisme.

1° *Consommation des substances albuminoïdes.* Le bacille de l'intestin ne se range pas parmi les organismes qui, à l'instar des microbes de la putréfaction et autres, décomposent rapidement les matières albuminoïdes et les fragmentent en composés simples, dépourvus des propriétés caractéristiques de ces corps.

Escherich trouva, en collaboration avec Kohler, que cet organisme ne consomme que lentement la caséine. Après l'avoir ensemencé dans du lait conservé à la température de 38° pendant quinze jours, il constata que ce liquide renfermait encore 3,24 o/o de caséine. Le lait de contrôle en accusait 4,67 o/o. Dans leurs expériences avec le bacille du foin et le streptocoque de l'intestin, les mêmes auteurs ne trouvèrent après le même laps de temps que 0,99 et 1,05 o/o de caséine. La différence est considérable.

Des expériences faites par Scruel avec le bacille de l'intestin, touchant la rapidité avec laquelle il décompose la peptone, l'ont conduit à ce résultat,

que cette substance est attaquée très lentement. L'extrait de viande servant à ces expériences avait été calciné à l'effet d'obtenir des bouillons presque incolores, où la réaction du biuret ne serait pas masquée par des nuances étrangères. Tous les jours, un tube était retiré de la couveuse et comparé, après dilution, pour l'intensité de la réaction, à un tube témoin qui n'avait pas été ensemencé. Or les différences perçues furent sans importance.

*L'action de notre bacille sur la caséine et sur la peptone démontrent ainsi que cet organisme est doué de propriétés protéolytiques faibles.*

2° *Alimentation par le tartrate d'ammoniaque.* Escherich a prouvé que le bacille se développe abondamment dans la solution I de Nægeli, additionnée de lactose ou de glucose.

| | |
|---|---|
| Tartrate d'ammoniaque . . | 1 o/o. |
| Phosphate bipotassique . . | 0,1 o/o. |
| Chlorure de calcium . . | 0,01 o/o. |
| Sulfate de magnésie . . | 0,02 o/o. |
| Lactose ou glucose. | |

*Le bacille de l'intestin peut donc utiliser l'azote de composés très simples, tels que l'ammoniaque.*

3° *Fermentation.* Le bacille décompose énergiquement le glucose et le lactose, pourvu que le milieu renferme en même temps une petite quantité d'azote assimilable (peptone, tartrate d'ammoniaque). Escherich a prouvé que la décomposition du glucose ne nécessite nullement l'intervention de l'oxygène, elle se fait très bien à l'abri de l'air. Baginsky a prouvé la même chose pour le lactose.

Cette décomposition s'opère avec dégagement de gaz : acide carbonique et hydrogène en quantité notable (Escherich), avec un peu de méthane (Baginsky).

Il se forme en outre des traces d'acide formique, de l'acide acétique, de l'acide lactique et un corps volatil, passant au commencement de la distillation et fournissant de l'iodoforme avec l'iode et la potasse caustique. La connaissance de ces produits est due à Baginsky.

L'acide lactique formé est de l'acide paralactique (Bischler).

Les acides formique, acétique et lactique, ainsi que le corps volatil ne dérivent pas les uns des autres, mais naissent d'une façon indépendante (Scruel).

L'acide formique ne se rencontre dans les cultures qu'en minime quan-

tité. On doit admettre qu'en réalité il s'en forme des quantités plus considérables, mais qui sont décomposées en hydrogène et en acide carbonique au fur et à mesure de leur production (Scruel).

Le corps donnant la réaction de l'iodoforme ne se produit que dans les milieux qui renferment du sucre (lactose ou glucose). Les bouillons ne renfermant pas de sucre, ou renfermant à sa place des formiates, des acétates ou des lactates, n'en fournissent pas. On doit donc considérer ce corps comme dérivant du sucre (Scruel).

Le bacille ne transforme pas l'amidon en sucre (Baginsky).

4° *Rôle de l'oxygène.* Le bacille se développe peu dans les liquides conservés à l'abri de l'air et ne renfermant que de l'extrait de viande et de la peptone. Si, dans ce même milieu, on fait arriver de l'oxygène, il s'y produit une pullulation abondante. L'oxygène n'est donc pas un corps indifférent pour le bacille; il est au contraire un aliment de valeur, mais il peut être remplacé, avec avantage même, par le glucose. Le maximum de développement se remarque sous l'influence combinée de l'oxygène et du sucre (Ide).

5° *Comparaison des produits formés pendant la vie à l'air et à l'abri de l'air.* La quantité d'acide acétique et d'acide lactique comparée à la quantité de sucre détruit est la même, aussi bien quand l'oxygène a un accès facile à la culture, que lorsqu'il en est exclu (Scruel).

# GLANDES CUTANÉES

## A CANAUX INTRACELLULAIRES

CHEZ LES

## CRUSTACÉS ÉDRIOPHTHALMES

PAR

MANILLE IDE

ASSISTANT A L'INSTITUT CYTOLOGIQUE DE L'UNIVERSITÉ
DE LOUVAIN.

(*Mémoire déposé le* 1ᵉʳ *novembre* 1891.)

# GLANDES CUTANÉES

## A CANAUX INTRACELLULAIRES CHEZ LES CRUSTACÉS ÉDRIOPHTHALMES.

### INTRODUCTION ET APERÇU HISTORIQUE.

On a décrit dans les groupes zoologiques les plus divers des cellules sécrétantes isolées, ou glandes unicellulaires. La structure de ces éléments est extrêmement variée. L'une des formes les plus intéressantes est sans contredit celle dans laquelle le liquide sécrété ne s'écoule ni en suintant à travers la membrane de la cellule, ni en déchirant cette membrane, mais en gagnant la lumière d'un mince canal logé dans le cytoplasme lui-même et communiquant avec l'extérieur. Les insectes sont fort riches en ce genre de cellules hautement différentiées. On en a décrit aussi de très remarquables chez les crustacés.

Mais c'est un fait plus intéressant encore de voir ces cellules à canal interne se réunir pour former des organes complexes, analogues d'aspect aux glandes ordinaires, mais bien différentes pourtant par ce fait que chacune d'elles conserve son appareil sécréteur propre, aussi bien que les cellules sécrétantes isolées. Telles sont, par exemple, les glandes que Leydig a décrites dans le dytique et surtout celles que Gilson a étudiées plus récemment et plus en détail chez le *Blaps mortisaga* (1). On observe aussi des organes qui paraissent formés par la subdivision d'une glande unicellulaire en deux cellules : l'une sécrétante, l'autre conductrice. Celle-ci est alors simplement traversée par un canal qui se termine dans la cellule sécrétante. Dans d'autres, enfin, la partie sécrétante elle-même se subdivise encore en plusieurs cellules, qui envoient leur conduit dans celui de la cellule de canal.

(1) G. Gilson : Les glandes odorifères du *Blaps*, etc.; *La Cellule*, t. V, p. 1.

Bien d'autres variétés s'observent encore. Les travaux de Bourne, etc. et surtout ceux de H. Bolsius(1) ont démontré que les glandes segmentaires des hirudinées appartiennent à la même catégorie d'organes; ils en constituent sans doute l'exemple le plus frappant de tous.

Nous avons étudié dans les crustacés édriophthalmes de belles glandes du même type : nous nous en occuperons dans les pages qui suivent. Elles sont d'espèces diverses. Nous décrirons successivement les glandes de l'urostyle des oniscides, diverses glandes spéciales aux phronimides et aux vibilides, enfin les glandes en rosettes ou glandes salivaires des édriophthalmes en général.

## I. Glandes de l'urostyle.

L'urostyle des *Oniscus* contient des glandes fort remarquables. Lereboullet (1) les a signalées le premier; mais cet auteur nous les présente comme des glandes composées acineuses ordinaires. Il en connaît mieux le produit de sécrétion que la structure : c'est une espèce de soie qui s'échappe parfois des appendices postérieurs de ces cloportides.

Weber (2), reprenant en 1881 leur description, nous les représente sous un jour tout nouveau. Ce sont pour lui des glandes unicellulaires à un seul noyau, à corps cellulaires lobés sans être profondément échancrés (2). D'une part le canal excréteur s'anastomose souvent avec ses voisins dans l'urostyle, avant de s'ouvrir à l'extérieur; d'autre part il se termine au contraire dans le corps cellulaire par une arborisation de fentes, »Spalten«, taillées dans le protoplasme, et non par de vrais canaux à paroi cuticulaire. Le noyau, qu'il trouva accolé au canal, dépend, croit-il, d'une cellule du tissu conjonctif qui enveloppe l'organe.

Huet (3), sans avoir pris connaissance du travail de Weber, publia, peu de mois après, une note sur ce même sujet glandulaire. Ces deux travaux se confirmaient dans leurs grandes lignes, et la polémique courtoise (4 et 5) qui surgit entre les deux auteurs portait sur d'autres points. Enfin dans ses »Nouvelles recherches«, Huet (6), arrive à la conclusion suivante : le corps cellulaire est lobé, mais assez superficiellement, d'après son dessin,

(1) Bolsius . *La Cellule*, t. V, p. 367.

(2) Doch gehen — und ich möchte hierauf die Aufmerksamkeit besonders lenken — diese Einschneidungen niemals tief, erreichen in keinem Falle auch nur die feinere Umgebung des Anfanges des Ausführungsganges, l. c.

et contient toujours deux noyaux qui ne touchent que par quelques points au protoplasme cellulaire. Entre ces deux noyaux il y a un creux, un vestibule, d'où part le canal excréteur rempli ordinairement de matière sécrétée. — L'auteur ne dit pas un mot des «Spalten». — Les canaux excréteurs ne sont jamais anastomosés avec leurs voisins; ils s'ouvrent librement par un pore dans la cuticule. Tous les canaux du telson s'ouvrent au bord externe de l'article *extrême* de l'urostyle. Le noyau du canal appartient à la cellule du canal. Outre ces détails cytologiques, il fait une étude anatomique soignée de ces glandes dans les diverses espèces.

Remarquons que Weber n'avait relevé dans sa polémique ni la question des noyaux, ni celle de la terminaison intracellulaire du canal excréteur. Huet est le dernier qui ait publié sur ce sujet. Nous ferons plus loin la critique de ses observations.

## II. Glandes variées

Depuis quinze ans surtout, les zoologistes ont décrit dans les crustacés une autre série de glandes cutanées unicellulaires ou formées d'un nombre restreint de cellules. Elles ont le caractère commun d'être situées à une assez grande distance de leurs orifices cuticulaires et d'être reliées à ces derniers par des canaux très minces et très longs.

Ici nous sortons pour un instant du cadre exclusif de la bibliographie des édriophthalmes.

1° Leydig (7) avait représenté depuis longtemps des glandes unicellulaires dans l'*Argulus foliaceus* et le *Bombyx rubi*; il avait vu que leur canal excréteur se terminait à l'intérieur de la cellule glandulaire par une touffe de canaux atteignant les extrêmes limites du cytoplasme. Nussbaum (8) et Claus (9) nièrent ces ramifications intracellulaires, et, dans un travail ultérieur, Leydig (10 et 11) se rétracta.

2° Nebeski (12) décrit dans les *Orchestia* et les *Corophides* des glandes unicellulaires à canaux intracellulaires, fig. 1, assez semblables à celles de l'*Argulus foliaceus*, comprises dans le sens de la première description de Leydig. Il ignore s'il y a des noyaux accolés au canal.

Les glandes des *squillides* (stomatopodes), décrites par Claus en 1871 (13), seraient de nature fort semblable.

Nebeski (12) a signalé une autre variété curieuse où le canal principal émet, sur son trajet, des petites branches qui vont aboutir à de petites cellules glandulaires latérales, fig. 2.

3° Chez les *phronimes*, Mayer (15) et Claus (16) ont décrit des glandes des pattes et des glandes buccales d'une structure un peu différente. Une canal excréteur aboutit au centre d'un amas formé de cinq cellules : une petite centrale et quatre grandes, fig. 3. Dans l'intérieur de la petite, le canal se divise en quatre faisceaux qui se rendent chacun dans une des grandes cellules, s'y subdivisent en canaux arborisés dans tout le corps cellulaire. D'après Mayer, ces arborisations n'auraient point de revêtement cuticulaire; Claus au contraire leur attribue une paroi propre.

4° Entretemps Claus (17), Leydig (18), Spangenberg (19), Hoek (20), Blanc (21) signalent, sans en faire une étude cytologique bien approfondie, des glandes unicellulaires dans les *Branchipus*, les *Daphnis*, les *Tanaïs*, etc. Claus (22, 23, 24, 25) qui, dans ces dernières années, a publié une série de monographies sur des groupes variés de crustacés, a décrit dans presque toutes ces espèces des groupements assez comparables de glandes : les « Beindrüsen » et « Hautdrüsen ». Il corrige bon nombre d'erreurs de ses devanciers, et nous donne son avis sur la structure intime de ces organes.

Sa monographie sur l'*Apseudes*, en 1887, est, nous semble-t-il, la plus explicite à ce sujet (23). Il leur attribue la structure suivante (1). Elles comprennent une cellule étirée contenant le canal excréteur et une autre cellule dans laquelle se termine ce canal. Autour de la terminaison du canal dans cette dernière, il y a une large zone pâle, chargée de concrétions arrangées en rayons, fig. 4. Enfin deux grandes cellules recouvrent partiellement cette cellule moyenne : leur structure n'a rien de spécial; elles ne contiennent pas de canal et elles laissent probablement passer par osmose leurs produits de sécrétion dans la petite cellule centrale.

(1) Zwischen beiden Zellen und von denselben überdeckt, liegt eine dritte Zelle welche einen entsprechend kleinern Kern umschliesst und in ihrem Protoplasma den ampullenförmigen hellen Raum *mit radiär gestellten stäbchenformigen Concretionen* enthält. « *Ce sont* « offenbar Ausscheidungsproducte der Drüsenzelle. Als Ausführungsgang derselben erscheint eine *besondere Zelle* verwendet die lang ausgezogen in einer ovalen Auftreibung einen kleinen Kern enthält und sehr deutlich von einen engen zu der Drüsenzelle hinführenden Lumen durchsetzt ist. *Quant à l'interprétation des grandes cellules*, nous lisons : « die Bedeutung der beiden grossen Nebenzellen... keineswegs aufgeklart. » « Vielmehr liegt die Vermuthung nahe, von den beiden Nebenzellen einen Theil der Drüsenthätigkeit mitbesorgt zu sehen, etwa der Art, dass dieselben Ausscheidungsstoffe in flüssigen Form auf der Centralzelle überleiten, ähnlich wie die Dotterbildungszellen oder Nährzellen bei Insecten und Cladoceren der Eizelle material zuführen. »

Outre cette forme étrange, il existe des éléments plus simples, FIG. 5 : de petites cellules lagéniformes (flaschenförmig) à deux noyaux, qui sont probablement aussi de nature glandulaire. CLAUS n'y mentionne pas de canaux excréteurs.

Les auteurs se sont bornés, en général, à signaler toutes ces glandes comme autant d'organes spéciaux à tel ou tel animal. Personne n'a tenté de les classer dans un ordre naturel depuis les plus simples jusqu'aux plus complexes, ni de rechercher par la comparaison le lien qui unit entre elles ces formes singulières.

## III. Glandes en rosettes.

Enfin nous devons dire un mot de certains organes appelés « glandes en rosettes ».

La plupart des glandes en rosettes constituent ce qu'on appelle aussi les glandes salivaires des crustacés.

SIEBOLD et STANNIUS (28) avaient considéré l'absence de glandes salivaires comme un caractère général aux crustacés. Leur existence toutefois a été reconnue très tôt chez les édriophthalmes parasites par CORNALIA et PANCERI (29) et par DOHRN (30 et 31). A maintes reprises, on les a signalées dans les quinze dernières années chez les caprellides, HALLER (32), dans diverses espèces d'isopodes, CLAUS (22, 23, 24, 25); enfin HUET (6) en a démontré l'existence chez les isopodes sans distinction. ROSENSTADT (34) constata récemment le même fait, sans avoir eu connaissance des observations de HUET. Toutefois GIARD et BONNIER (33) mirent récemment (1887) en doute la qualité glandulaire des organes décrits comme glandes salivaires par CORNALIA et PANCERI.

Dans les pattes de quelques espèces, on a signalé l'existence de rosettes identiques aux glandes salivaires : HALLER (32), DOHRN (31). Ce que LEYDIG (35) a décrit comme un organe des sens spécial, relié par un nerf aux ganglions cérébroïdes, était certainement une pareille rosette, comme HUET et CLAUS l'ont justement supposé.

Quant à la structure de ces rosettes, tous les auteurs admettent que ce sont *de véritables acinis* avec un canal excréteur central; celui-ci irait le plus souvent s'unir avec les voisins en un tronc commun : BRAUN, DOHRN, HALLER, MAYER, FRENZEL (37), CLAUS, HUET, ROSENSTADT. — FIG. 6.

Huet, qui poussa le plus loin la théorie acineuse de ces glandes, va jusqu'à considérer les petites cellules accolées au pourtour des grandes comme des cellules de remplacement, analogues à celles des glandes salivaires des vertébrés. Les autres auteurs, et particulièrement Rosenstadt, qui ignorait la découverte de Huet, considèrent ces cellules comme des éléments du revêtement conjonctif de la glande.

Nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de ces prétendus acinis.

## OBSERVATIONS PERSONNELLES.

### MÉTHODES.

*Fixation.*

Nous avons été obligé de varier nos méthodes de fixation d'après les espèces.

Pour les petites espèces marines : *Vibila*, *Phronima*, nous avons fixé l'animal en le plongeant tout entier soit dans la solution de Kleinenberg, ou acide picro-sulfurique, fort recommandée par Rosenstadt, soit dans l'alcool à 70°.

Pour les espèces plus grandes, comme l'*Asellus*, l'*Oniscus*, nous tranchons la tête de l'animal et la plongeons dans l'eau saturée de sublimé, ou dans la solution de Gilson (solution de sublimé acide) (1). Ce procédé très simple réussit fort bien pour l'étude des glandes salivaires. Claus (**23**) recommande d'ailleurs pour des objets analogues les solutions de bichlorure de mercure.

Mais il nous a fallu faire usage d'un artifice spécial pour obtenir une fixation complète et sûre des glandes de l'*urostyle* du cloporte. Les urostyles constituent en effet de véritables impasses étroites et profondes, entourées d'une épaisse cuticule. La pénétration mécanique des liquides fixateurs y rencontre par conséquent une foule d'obstacles. Pour éliminer ces difficultés nous coupons d'abord les extrémités des urostyles, puis nous injectons la solution de Gilson dans le corps de l'animal jusqu'à ce qu'elle suinte à travers les extrémités entamées. Ce premier effet obtenu, on tranche la portion caudale d'un coup de ciseaux, et on l'abandonne pendant dix minutes dans un bain de la solution fixatrice. Ce procédé nous a réussi à souhait.

1 G Gilson : *La Cellule*, t. I, p. 57.

*Enrobage.*

Nous avons enrobé nos objets par la méthode combinée au collodion et à la paraffine, en usant successivement des milieux suivants :

Collodion bouillant . . . . . 40 minutes.
Chloroforme chaud (30°) additionné de 1/4 de paraffine, 15 minutes.
Paraffine fondue . . . . . 10 minutes.

Cette méthode a le double avantage d'être très sûre et très expéditive ; presque toujours les coupes microtomiques sont aussi régulières et aussi fines qu'on peut le désirer.

*Coloration.*

Après de longs tâtonnements, nous avons définitivement abandonné pour nos objets la coloration en bloc avant l'enrobage. Nous colorons donc les coupes sur le slide, soit au picrocarmin aluné seul, soit en faisant suivre cette première coloration d'une seconde à l'acide picrique ou au bleu carmin aqueux. Ce nouveau colorant, expérimenté au laboratoire de Louvain par le Dr Janssens, teint vivement le protoplasme en vert bleuâtre, tandis qu'il donne aux parties cuticulaires une nuance d'un beau vert pâle. Il nous a été de la plus grande utilité pour la découverte des canaux intracellulaires.

Nous reportons nos préparations dans un milieu glycériné ou, le plus souvent, dans le baume du Canada.

## I. Glandes des urostyles du cloporte.

Nous avons examiné ces curieuses glandes chez l'*Oniscus asellus*. Weber et Huet ne les ont pas étudiées *in situ*, mais seulement par dissociation. Nous avons coupé la partie postérieure du corps des cloportes dans tous les sens, et voici le résultat de nos recherches.

Il existe dans les urostyles et dans le corps de l'animal jusqu'au niveau de l'avant-dernier segment abdominal, un grand nombre de glandes dont les canaux se dirigent *tous* vers la cuticule des urostyles.

Un coup d'œil jeté sur la fig. 7, mi-schématique, fera saisir la disposition anatomique de ces organes.

L'urostyle tout entier est rempli de ces glandes; un seul muscle, représenté dans l'urostyle droit de la figure, occupe une partie de la lumière de cet appendice. Une traînée de glandes situées dans le corps de l'animal à côté de l'intestin fait suite aux glandes de l'urostyle. Ces dernières cellules ne

sont qu'en petit nombre, mais elles sont très volumineuses et très belles. Chez l'*Oniscus asellus*, les glandes dépendent donc de l'urostyle.

La disposition des canaux excréteurs ressort très clairement de l'examen de cette même figure. Les glandes les plus éloignées envoient leurs canaux vers la partie *a* de l'article *basal* de l'urostyle, contrairement à ce que pensait Huet. En effet, il existe à ce niveau *a* une surface plane latéralement criblée d'orifices glandulaires. Cette face, vue sur une coupe parallèle à son plan, est représentée dans la fig. 8. Beaucoup d'autres cellules, parmi celles qui sont enfermées dans l'urostyle, envoient leurs canaux excréteurs vers le bord externe de l'article extrême de l'appendice. Ces orifices sont disposés sur deux ou trois rangées, et placés dans un repli longitudinal peu prononcé, fig. 9.

En commençant l'étude cytologique de cet intéressant organe, constatons d'abord avec Huet, malgré l'opinion de Weber, que jamais on ne trouve d'anastomose entre les canaux excréteurs; *chaque cellule est toujours en communication directe avec l'extérieur*, et chaque orifice déverse le produit d'une seule cellule.

Les cellules enlevées isolément et à frais, puis colorées au vert de méthyle, nous révèlent d'abord leur richesse en noyaux. Chaque cellule en contient régulièrement *quatre*, fig. 10. Deux magnifiques noyaux, vus par Huet, contenant de grands nucléoles et un réseau peu riche en nucléine, sont logés dans la masse sécrétante elle-même. Le troisième noyau est plus petit et ovale; il se trouve presque entre les deux premiers, au niveau de l'union du canal excréteur avec la masse principale. Un quatrième noyau se rencontre constamment sur le canal excréteur lui-même, à une petite distance. Il est fort aplati contre la lumière du canal et est à peine entouré d'une mince lamelle protoplasmatique. Grâce à la place suffisamment dégagée qu'il occupe, il se retrouve avec facilité. C'est celui-ci qui a été observé par Weber et Huet, tandis que le troisième noyau leur a échappé.

La masse glandulaire présente quant à sa forme extérieure une grande variété. Il existe certes de très petites cellules dont les lobes sont fort peu découpés, fig. **11** et **12**. Mais les grandes et les moyennes cellules, que Weber et Huet ont vues, présentent des lobes beaucoup plus marqués que ces auteurs ne le prétendent. Le nombre de ces lobes, leurs dimensions et leur forme sont aussi des plus variables, fig. **10**, **13**, **14**, **15** et **16**. Nous verrons plus loin que le développement de vacuoles peut influencer notablement la forme des lobes.

Mais très souvent la masse cellulaire subit une autre subdivision beaucoup plus intéressante. Elle ne se rencontre que dans les plus grandes cellules, et ne se constate aisément que dans les coupes microtomiques. Nous voulons parler de la division de la masse sécrétante en deux corps complétement distincts, réunis entre eux par un bras protoplasmatique, FIG. **15**. En ce cas, chaque corps contient à son centre l'un des noyaux et, autour de ce centre, rayonnent les lobes protoplasmatiques ordinaires. Le bras qui unit les deux corps amène à chacun d'eux une bifurcation du canal excréteur. C'est là une particularité du plus haut intérêt pour l'étude comparée des glandes unicellulaires en général.

Il importe actuellement de bien connaître les voies d'excrétion. Un long canal cylindrique relie, avons-nous dit, chaque corps cellulaire à la cuticule de l'urostyle; il traverse souvent, sans modifications de structure et sans anastomoses, un long espace parsemé d'autres glandes. La cuticule est percée au niveau de chaque canal d'un simple pore cylindrique, régulier et de même diamètre que la lumière du canal, FIG. **17**. Le canal présente sur toute sa longueur, outre sa cuticule propre, une légère gaîne de protoplasme assez peu granuleux.

A une petite distance de la cellule, cette gaîne se renfle légèrement pour englober un premier noyau fort aplati, FIG. **10** et **15**. Il n'est point douteux que ce noyau appartienne réellement au canal lui-même. Sa forme, ses dimensions, sa position le distinguent nettement des petites cellules connectives, qui forment une enveloppe générale au canal lui-même comme à la masse centrale. Vu de face, FIG. **16**, ce noyau ne se montre pas riche en nucléine, en dehors des deux ou trois petits nucléoles qu'on lui reconnaît toujours.

Un second noyau moins aplati se retrouve au centre de la masse lobulaire et sécrétante, au niveau où le canal s'attache à cette masse, FIG. **10**. C'est à ce même niveau encore que la lumière du canal se bifurque et se subdivise rapidement pour envoyer de nombreuses ramifications jusqu'aux limites extrêmes de tous les lobes. Dans les cas où la masse lobulaire est divisée en deux corps reliés par un bras, le canal débouche presque à angle droit sur ce bras, et envoie une ramification vers chaque corps lobulaire, FIG. **15**. Souvent on voit le rameau principal de ces canaux arborisés contourner élégamment le noyau sur la longueur d'une demi-circonférence, pour se terminer dans les lobes les plus éloignés. Toutefois, il n'y a aucune relation directe entre le noyau et les canaux : on peut toujours

distinguer entre les deux une couche de protoplasme ordinaire. Il ne peut donc pas être question d'un vestibule ou d'un creux entre les deux noyaux, comme HUET le représente. Un défaut dans la fixation a sans doute été la cause de son erreur. WEBER était bien plus près de la vérité quand il dessinait des fentes ou « Spalten » dans le protoplasme. Cependant, au lieu d'être des fentes, ce sont de vrais canaux cylindriques et limités par une belle cuticule. Avec un peu d'habitude, on reconnaît les rameaux dans toutes les coupes, qu'elles soient obliques ou perpendiculaires à la lumière, FIG. **13**.

Enfin, mentionnons brièvement les caractères les plus saillants de la masse protoplasmatique elle-même. Une partie des cellules, surtout les petites, contiennent souvent un protoplasme excessivement clair et homogène; les autres cellules au contraire présentent un aspect des plus granuleux. Les deux variétés se retrouvent entremêlées dans chaque urostyle, sans qu'il soit possible d'assigner une cause à cette différence. La taille y est pour quelque chose, en ce sens que les plus grandes cellules sont généralement fort granuleuses, et les petites plus homogènes; mais il ne manque pas d'exceptions à cette règle, et on trouve des cellules moyennes de même taille placées à côté l'une de l'autre qui sont tout à fait différentes quant à l'aspect du protoplasme.

Les cellules granuleuses peuvent présenter un autre phénomène assez intéressant. Au lieu de simples granulations on voit surgir çà et là des vacuoles remplies de substance sécrétée, FIG. **15**. Ces vacuoles distendent le protoplasme et y font apparaître avec la plus grande netteté des travées fibrillaires en réticulum, FIG. **10**. Les centres d'orientation de ces fibrilles ne sont pas constitués par les noyaux, mais par les canaux intracellulaires. Ces vacuoles peuvent faire complétement défaut chez tel individu et atteindre chez un autre des dimensions énormes. Les lobes qui contiennent ces vacuoles se distendent, se déforment, et un seul d'entre eux dépasse parfois en grandeur le reste du corps cellulaire, FIG. **14**.

Nous n'avons jamais trouvé de communication directe entre ces vacuoles et les canaux intracellulaires. La même absence de rapports existe d'ailleurs dans d'autres animaux, les *Phronima*, par exemple. Nous ignorons quel est l'état physiologique ou pathologique qui entraîne ces diverses modifications protoplasmatiques.

En résumé, une cellule glandulaire formée d'une masse centrale plus ou moins divisée et lobée, reliée à l'extérieur par une portion tubiforme, englobant au moins quatre noyaux, creusée d'un véritable arbre de canaux

cuticulaires : telle est, dans ses grandes lignes, la constitution de chacune des glandes de l'urostyle du cloporte. Il existait donc dans les publications de Weber et de Huet un mélange de notions exactes et de notions erronées. Nous croyons avoir apporté quelques données nouvelles qui ne sont pas sans intérêt pour l'anatomiste comme pour le cytologiste.

## II. Glandes des Phronima et Vibila (pattes).

### 1. *Glandes des pattes des phronimes.*

Nos recherches nous permettent de confirmer en grande partie les descriptions de Mayer, en tenant compte toutefois des modifications que Claus y a apportées.

Ces glandes comprennent un canal qui vient se diviser au centre d'une cellule munie d'un noyau en croissant. Les quatre faisceaux d'arborisation que donne ce canal, pénètrent dans quatre grandes cellules voisines. Là, ils continuent à se subdiviser pour draîner tout le protoplasme cellulaire par de fins canaux *cuticulaires*.

On observe ici, comme dans les cellules du cloporte, l'existence de vacuoles nombreuses dans quelques grandes cellules. Ces vacuoles s'accumulent de préférence à la limite cellulaire, le plus loin possible de la face qui donne issue aux canaux excréteurs. Jamais nous n'avons trouvé ces vacuoles en communication avec les canaux, quoiqu'il nous ait été facile de voir souvent ces derniers passer près d'elles pour pénétrer encore plus avant dans le protoplasme, fig. 18.

### 2. *Glandes de la tête des phronimes.*

Dans la tête certaines glandes présentent une particularité très instructive, qui n'a pas été signalée par Mayer ni par Claus. Les cellules qui forment la couronne de glandes entourant la base de l'œsophage sont identiques à celles des pattes.

Mais il existe, sous l'œsophage et près de la ligne médiane, deux longues traînées de cellules glandulaires spéciales. Leurs conduits excréteurs sont d'abord parallèles à l'œsophage, puis ils s'écartent lentement pour amener les conduits d'excrétion à la surface libre des pièces masticatrices.

La fig. 19, qui représente une coupe transversale au niveau de l'œsophage, montre la position relative de ces glandes. Les amas dont nous parlons sont situés en *a*.

Elles diffèrent des cellules des pattes par leurs dimensions plus faibles, et surtout par certains caractères de leurs noyaux et de leurs canaux. A ce point de vue, elles méritent d'être mentionnées.

A en juger par les dessins de Claus, les canaux seraient dépouillés de toute substance protoplasmatique. On se demande donc en vain quelle est la nature des noyaux aplatis qu'on trouve le long des canaux : appartiennent-ils à la cellule du canal, ou bien au tissu conjonctif qui enveloppe tout l'organe?

Cette question peut être nettement résolue par l'examen des cellules qui constituent les deux traînées dont nous venons de parler.

Disons d'abord que les noyaux de toutes ces cellules glandulaires des phronimides se déforment en vieillissant et s'arborisent, comme Claus l'a remarqué du reste. Mais il y a plus : ces arborisations peuvent s'étrangler et s'isoler complétement. Les portions détachées peuvent elles-mêmes continuer à se subdiviser : on trouve donc finalement une multitude de noyaux dans la même cellule.

Ces portions de noyau isolées subissent un sort absolument variable. Les unes restent normales : leurs gros fragments nucléiniens sont distincts et continuent à fixer fortement les matières colorantes. Les autres, au contraire, paraissent en voie de dégénérescence : les colorants leur donnent une teinte diffuse, uniforme et beaucoup moins vive.

On ne peut s'empêcher de rapprocher ces faits des curieux phénomènes que Cornil a décrits récemment sur les cellules cancéreuses : morcellement par l'âge des grands noyaux, vie des uns, disparition des autres.

Or, dans le groupe remarquable de cellules glandulaires qui nous occupe, les canaux excréteurs, après avoir quitté la masse cellulaire centrale, fig. **20**, marchent vers la cuticule tout en restant plongés dans une grande masse protoplasmatique, parsemée encore d'une foule de noyaux pareils et à tous les stades de dégénérescence.

Le plus souvent les canaux de ces glandes sont groupés en un faisceau au centre de la cellule. On en trouve parfois un ou deux qui divergent pour aller vers une cellule glandulaire voisine, fig. **21** et **22**. Vers le bas, à mesure que l'on se rapproche de l'issue cuticulaire de ces canaux, on voit la gaîne de protoplasme s'atténuer, jusqu'à ce que, près de leur sortie, elle se trouve réduite à une zone assez mince et irrégulière. Celle-ci tient les noyaux, toujours dégénérés et en grand nombre, intimement accolés au faisceau canaliculaire. Les fig. **21**, **22** et **23** représentent les stades successifs de cette évolution.

En s'éloignant de l'issue du canal, on voit à un moment donné un fragment de noyau beaucoup plus grand, assez semblable aux noyaux des cellules glandulaires proprement dites, FIG. 20. L'homologie entre ce gros fragment de noyau et celui de la petite cellule centrale des glandes des pattes n'est pas douteuse.

Le protoplasme des cellules qui contiennent les canaux ne diffère pas de celui des cellules environnantes qui paraissent jouer surtout le rôle d'éléments sécréteurs. Nous ignorons toutefois si ces cellules du canal possèdent des ramifications terminales dans leur masse protoplasmatique, comme il en existe dans les cellules supérieures.

On est donc naturellement amené à attribuer à ces noyaux et à ce protoplasme du canal un lien de parenté avec les noyaux des cellules supérieures, et à leur refuser la valeur de noyaux conjonctifs.

Cela étant, il est assez logique d'accorder la même signification aux noyaux que l'on trouve appliqués au canal dans d'autres espèces, chez l'*Oniscus*, par exemple, et de considérer conséquemment le canal comme un simple prolongement plus ou moins isolé de la cellule glandulaire. Nous reviendrons sur ce sujet, mais nous tenions à signaler dès ce moment la confirmation que l'analogie apporte à la manière de voir que nous avons énoncée plus haut.

### 3. *Glandes des pattes de Vibila mediterranea.*

Les glandes des pattes des *Phronima* trouvent des homologues dans les pattes des *Vibila*. Ces organes n'ont pas encore été décrits. Nous croyons toutefois qu'ils sont du même genre que les glandes retrouvées si souvent par CLAUS en diverses espèces, et que nous avons schématiquement représentées dans la FIG. 4 (1).

Elles comprennent deux grandes cellules glandulaires fixées sur une cellule centrale plus petite, d'où part le canal excréteur. A n'étudier ces glandes que sous un faible grossissement, on croirait pouvoir leur assigner la structure que CLAUS leur attribue. Mais en employant un grossissement suffisant on arrive à un tout autre résultat.

Les deux grandes cellules ont un cytoplasme à structure apparemment très grossière, criblé de vacuoles et traversé de travées solides. Un coin du cytoplasme présente pourtant une structure plus fine, claire et granuleuse; c'est la portion voisine de la cellule intermédiaire, FIG. 24. On aperçoit dans cette partie de nombreux canalicules, à lumière assez large, à mem-

1) Voir la note de la p. 350.

brane d'aspect chitineux et solide. Ces canalicules pénètrent dans le cytoplasme de la cellule intermédiaire plus petite, où ils s'unissent pour gagner la cuticule extérieure.

Comme chez les *Phronima*, on trouve donc ici une cellule de canal, d'où part une série de canalicules pénétrant dans le cytoplasme d'autres cellules adjacentes. Dans le *Vibila* ces cellules sécrétantes sont au nombre de *deux*, tandis que dans le *Phronima* elles étaient au nombre de *quatre*. Nous avons vérifié ce dernier fait affirmé par Mayer et Claus.

## III. Glandes en rosettes.

Les glandes en rosettes sont des amas réguliers de cellules disposées autour d'un centre énigmatique. Elles ressemblent, au premier abord, à des acinis ordinaires, à cavité trés réduite, et elles sont décrites et dessinées comme telles (1).

Nos recherches nous ont permis de découvrir dans les descriptions des auteurs une erreur assez grave à leur sujet. Ces rosettes sont en effet bien différentes des simples vésicules épithéliales à cavité sécrétante, qu'on appelle *acinis*. Leur structure est tout autre.

Nous avons étudié ces glandes en rosettes chez les *Oniscus*, les *Asellus*, les *Anilocra*, les *Gyge*, les *Ione* et les *Vibila*. Ce sont les espèces qui présentent les plus grandes cellules; les *Gammarus* et les *Idotea* présentent aussi de très belles rosettes, mais les faibles dimensions de leurs cellules les rendent peu propices à une étude cytologique, fig. **33**.

On trouve constamment les rosettes dans le voisinage de la bouche des crustacés, soit autour de l'œsophage, soit dans les pièces mandibulaires elles-mêmes. Mais, quant à la grandeur des cellules et au nombre des rosettes, il existe dans les espèces voisines des différences marquées. De plus, on trouve dans les mêmes individus des rosettes de grandeur très variable. La *Vibila* présente le caractère précieux de réunir toutes les nuances de transition entre les termes extrêmes du développement de ces organes.

Nous pourrions classer de la manière suivante les différentes espèces que nous avons étudiées :

a) *Quant au nombre de rosettes.*

1) Les parasites proprement dits, où ces organes ont été signalés depuis longtemps sous le nom de glandes salivaires : c'est-à-dire les femelles d'*Ione* et de *Gyge*, puis *les mâles* des mêmes espèces;

(1) Voir plus haut, p. 351.

2) L'*Anilocra mediterranea*;

3) L'*Idotea*;

4) La *Vibila*;

5) L'*Oniscus murarius* et les cloportides terrestres;

6) Le *Gammarus*;

7) L'*Asellus aquaticus* : cette espèce ne contient que quatre rosettes : deux rosettes au-dessus de l'œsophage, près de la ligne médiane, et deux rosettes un peu plus grandes dans deux pièces mandibulaires.

b) *Quant à la grandeur des cellules glandulaires.*

1) L'*Asellus aquaticus* : les rosettes, celles des pièces mandibulaires surtout, sont d'une grandeur incomparable;

2) La *Vibila*, l'*Ione* femelle et l'*Oniscus murarius*, mais ces espèces contiennent en même temps des formes plus petites;

3) L'*Anilocra*, le *Gyge* femelle;

4) Les petits mâles des parasitaires *Ione* et *Gyge*;

5) L'*Idotea* et le *Gammarus* dont les cellules sont très réduites.

c) *Quant à la variation de grandeur des cellules glandulaires d'un même individu.*

1) La *Vibila* mérite la première place : elle présente toutes les transitions;

2) Les parasites mâles et femelles, dans lesquels des variations très notables se rencontrent aussi côte à côte;

3) Les *Oniscus murarius*, *Anilocra mediterranea*, *Asellus aquaticus* : où il existe encore des nuances très appréciables;

4) L'*Idotea* et le *Gammarus*; ici, toutes les rosettes sont composées de cellules également petites.

L'étude histologique de ces rosettes présente beaucoup plus d'intérêt.

Nous avons dit que les auteurs décrivent ces organes comme des acinis glandulaires ordinaires.

Cependant, si l'on étudie avec soin et à l'aide des meilleurs objectifs les coupes qui ont servi de modèles à nos figures, on y découvre des particularités qui ne s'observent jamais dans les glandes acineuses.

1° Chez l'*Ione*, l'*Asellus* l'on voit distinctement du tissu conjonctif pénétrer entre les cellules dont les groupements figurent des acinis, FIG. **25**.

2° On remarque aussi des noyaux plats près du centre de ces groupements en rosette. Ces deux particularités sont déjà suffisamment caractéristiques.

3° Mais on trouve encore autre chose au centre de l'amas cellulaire; on y voit des canaux à parois chitineuses semblables à ceux des glandes de l'urostyle des oniscides. On se demande, dès lors, si chacune des cellules ne constitue pas une glande unicellulaire munie de son canal comme celles de l'urostyle, ou plutôt, comme les glandes salivaires des *Phronima* et les glandes des pattes des *Phronima* et *Vibila*. En effet les noyaux qui se voient au centre des rosettes sont entourés de protoplasme, et paraissent être contenus dans une cellule de canal très comprimée, FIG. **25**, **26**, **27**.

Il semble au prime abord que le fait doive être facile à constater *de visu*; mais il n'en est rien. Tout est difficile dans l'étude de ces organes, et le groupement des diverses rosettes rend presque impossible la numération des canaux et des cellules propres à chaque pseudo-acini. Il nous semble que le nombre de canaux est pourtant toujours inférieur à celui des cellules. Il en résulterait soit qu'un seul canal peut avoir des rapports avec plus d'une cellule, soit que certaines cellules sont sans rapport direct avec le système excréteur.

4° Enfin nous avons fait dans l'*Asellus*, la *Vibila* et l'*Oniscus* des observations qui lèvent les derniers doutes sur la nature de ces pseudo-acinis. Ces rosettes, qui présentent des dimensions exceptionnellement favorables, surtout les quatre rosettes de l'*Asellus*, nous ont montré dans l'intérieur même de leurs cellules des canalicules plus minces que les canaux externes. Ce sont évidemment les racines de ces canaux. Les FIG. **28**, **29** et **30** en sont des exemples pris dans l'*Asellus* et la *Vibila*.

Bien que nous ne soyons pas parvenu à découvrir des canaux semblables dans les autres espèces, et que nous désespérions de jamais les voir nettement dans certaines d'entre elles, nous sommes intimement convaincu que leurs glandes en rosettes ont toutes la même structure fondamentale.

En résumé : les glandes en rosettes ne sont donc pas des acinis glandulaires ordinaires, ce sont des pseudo-acinis. Chaque paire de cellules, ou peu s'en faut, y possède un canal excréteur propre et, chez l'*Asellus* et la *Vibila*, nous avons constaté la présence de canalicules intraplasmatiques. L'analogie seule nous permettrait d'appliquer cette manière de voir aux autres espèces : *Ione*, *Gyge*, *Anilocra*, même *Idotea* et *Gammarus*, dont les glandes, malgré leur ressemblance avec celles de l'*Asellus*, ne nous ont pas laissé voir les canaux dans leur cytoplasme. Mais, abstraction faite de ce point délicat, les glandes de ces espèces sont encore des pseudo-acinis, parce que leurs cellules sont enveloppées individuellement de tissu conjonctif et que leur lumière contient des canaux chitineux.

Un mot sur nos figures.

Les premières font voir que les glandes de l'*Asellus*, FIG. **28**, **29**, n'ont pas le même aspect que celles de l'*Ione*, FIG. **26**, **27**. Elles diffèrent aussi de celles de l'*Oniscus*, FIG. **25**. Les cellules sont moins nombreuses, plus grandes, moins comprimées, et c'est à cela sans doute qu'elles doivent de montrer mieux leurs détails internes. Chaque cellule se divise généralement en deux parties : l'une sombre, pleine d'enclaves et de vacuoles; l'autre claire et finement granuleuse. C'est dans celle-ci que l'on aperçoit les tronçons de canalicules, FIG. **24**, **28**, **29**, **30**.

NEBESKI avait déjà distingué des cellules claires et des cellules sombres parmi les espèces qu'il a étudiées. Nous avons signalé une distinction analogue dans les glandes des urostyles de l'*Oniscus*. On peut affirmer que plus les cellules sont grandes plus la division en deux zones s'accentue.

Chez la *Vibila* les glandes ont le même aspect et les mêmes détails. Mais elles sont dispersées sur une grande étendue de la surface du corps. On en retrouve partout, même à la face dorsale contre la cuticule, dans toute la moitié antérieure de l'animal. Ce sont des amas d'éléments d'aspect absolument analogue à celui des cellules qui montrent leurs canalicules; mais ils sont de plus en plus petits, au point qu'on n'y distingue même plus à la fin de canal excréteur. Les FIG. **30**, **31** et **32** en sont des exemples.

Il eût été intéressant avant de clore cette étude, de pouvoir déterminer comment les derniers ramuscules des canaux intracellulaires se terminent dans le protoplasme. Trois hypothèses sont théoriquement possibles. Dans une première, les canaux n'auraient point d'extrémité fermée par une membrane propre, ils s'ouvriraient en quelque sorte dans le cytoplasme. On pourrait aussi les considérer comme fermés de toute part, terminés en cul de sac plus ou moins arrondi et limité par une cuticule semblable à la paroi des canaux. Enfin il serait moins étonnant encore de voir ces extrémités en continuité avec des trabécules du réticulum. C'est ce dernier mode de terminaison qui se trouve réalisé dans les organes segmentaires des hirudinées, d'après BOLSIUS (1).

Malheureusement nos efforts pour éclaircir cette question sont restés inutiles. Non seulement les canaux terminaux sont d'une délicatesse extrême,

(1) BOLSIUS : l. c.

mais le plus souvent ils vont se perdre dans une zone protoplasmatique chargée de vacuoles et d'enclaves.

Comme on peut le voir dans nos FIG. **10**, **14**, **15**, **18**, **25**, **29**, l'apparition de vacuoles est des plus communes dans tous les types que nous avons représentés. Pour peu que les cellules grandissent, on voit se former des vacuoles à leur périphérie; le lieu de prédilection de ces enclaves est le pôle opposé à celui qui donne entrée aux canaux intracellulaires. Quelquefois les vacuoles sont très grandes, comme dans les lobes des glandes postérieures du cloporte, FIG. **13**; le plus souvent, elles ne dépassent pas un certain diamètre, mais elles masquent par leur nombre tout le contenu cellulaire, sauf la zone qui entoure le point d'entrée des canaux, FIG. **24**, **28**, **29**, **30**. C'est le développement plus ou moins intense des vacuoles qui donne à la cellule glandulaire sa nuance sombre ou claire, et qui a fait admettre à tort par NEBESKI l'existence de deux espèces de cellules.

Dans ces conditions, le lecteur comprendra que nous ayons renoncé à chercher le mode de terminaison des fins canaux. Toutefois il nous a été possible de reconnaître tant dans les glandes de l'urostyle du cloporte, FIG. **10**, que dans les glandes salivaires de *Phronima*, FIG. **18**, qu'il n'existe pas de communication entre les vacuoles et les canaux. Dans la FIG. **10** du cloporte on voit le protoplasme intermédiaire se vacuoliser dans le lobe $v$, tandis que le protoplasme en contact direct avec les canaux reste épais et finement granuleux. Dans les pattes de *Phronima*, FIG. **18**, on peut constater que maint canal continue son chemin vers les limites extrêmes de la cellule, sans présenter la moindre communication avec les vacuoles qui l'entourent de toutes parts.

Nous serions fort porté à admettre par analogie le mode de terminaison qui existe dans les organes segmentaires des hirudinées.

## REMARQUES GÉNÉRALES.

Ces données nous ont suggéré au sujet des glandes unicellulaires, en général, les remarques suivantes.

I. Toutes ont pour caractère commun de déverser leur produit à l'extérieur, sans le faire passer par aucune cavité épithéliale, par aucun méat intercellulaire résultant de l'écartement des éléments.

Les plus simples d'entre elles sont des cellules épidermiques ou, d'une façon plus générale, des cellules épithéliales sécrétantes semées parmi les

cellules ordinaires et déversant leur produit directement à l'extérieur. La cellule caliciforme peut être prise comme type de cette forme rudimentaire.

Mais, dans certains cas, ces cellules glandulaires se développent plus que leurs voisines et, tandis que leur partie externe se trouve comprimée par les cellules adjacentes, leur extrémité interne renflée se voit rejetée en arrière de la rangée épithéliale. Il se forme ainsi un col reliant la masse du cytoplasme à l'extérieur. Ce col, quand la cellule fonctionne, forme le canal de passage des produits sécrétés, et représente tout simplement la partie externe de la cavité d'une cellule caliciforme.

L'anneau glandulaire du cloaque de l'*Arion* présente de remarquables exemples de cette forme encore simple et à col allongé.

Chez d'autres êtres ce col subit une différentiation; il se chitinise ou du moins se durcit et prend alors une fonction purement conductrice, tandis que l'élaboration du produit de sécrétion se localise dans sa portion renflée.

Ce n'est point tout, la différentiation va beaucoup plus loin. La cavité sécrétante cesse d'être une simple lacune du cytoplasme : elle prend une paroi semblable à celle du canal du col, dont elle n'est plus que le prolongement. Telle est la forme de mainte cellule à canal interne des insectes.

Cette cavité peut en outre se prolonger outre mesure et se pelotonner comme un fil irrégulier, sans subdivisions, dans le corps cellulaire, comme chez les abeilles, par exemple. Ou bien elle peut se ramifier en un faisceau de canalicules digités ou en forme de pinceau; ou, enfin, en troncs richement arborisés, ainsi que cela se voit dans les cellules du corps segmentaire des hirudinées.

Des différentiations nouvelles peuvent alors survenir dans le cytoplasme lui-même, telles sont : la vésicule radiée qui entoure l'extrémité du canal interne et la gaîne radiée de la portion externe de ce canal, que Gilson a décrites chez le *Blaps mortisaga*; la glande odorifère de cette espèce paraît représenter le plus haut degré connu de la différentiation de la cellule glandulaire.

Mais la cellule glandulaire peut tendre non seulement à se différentier mais aussi à se subdiviser. Le premier indice de cette subdivision se présente dans la glande de l'urostyle des oniscides, où une échancrure profonde divise la cellule en deux moitiés possédant chacune son noyau; car celui-ci s'est aussi subdivisé, fig. **15**. Dans les glandes de *Vibila* ce

n'est plus un simple étranglement de la masse cytoplasmique, c'est une véritable segmentation que l'on observe et la glande est alors formée de trois cellules au moins, dont deux sont munies de canalicules terminaux reliés dans le sein de la troisième au canal unique, dont ils représentent des branches de ramification, FIG. 24.

Cette subdivision est poussée plus loin encore dans les glandes de la *Phronima*, où il se forme cinq cellules distinctes, FIG. 3.

Ce coup d'œil comparatif nous conduit naturellement aux glandes segmentaires des hirudinées. Toutes les cavités de ces glandes, comme BOLSIUS l'a récemment démontré, sont des canaux intracellulaires. Et l'ensemble de l'organe, malgré l'absence de parois chitineuses, paraît appartenir au même type que les glandes de la *Vibila* et de la *Phronima*; il semble dériver d'un type unicellulaire par une subdivision semblable à celle dont nous venons de parler.

Certaines cellules glandulaires à canal interne demeurent toujours isolées. Mais d'autres peuvent se grouper en amas bien constitués. Ces amas peuvent former alors des organes très semblables aux glandes ou cryptes d'invagination ordinaires; mais ils en diffèrent toujours par la communication directe de chaque cellule avec l'extérieur par un canal propre.

GILSON a étudié en détail une disposition de ce genre, particulièrement remarquable, dans l'appareil odorifère du *Blaps mortisaga*. Les groupements de cellules à canal interne y présentent l'apparence d'une glande tubuleuse; mais le produit spécial de la sécrétion ne s'écoule pas dans la lumière des tubulis. D'après la description de LEYDIG (1), les glandes anales du dytique auraient la même disposition.

Les glandes en rosettes que nous venons d'étudier chez divers édriophthalmes sont des groupements de même nature; de simples agrégats vésiculeux de cellules glandulaires à canal interne. C'est pourquoi nous leur avons donné le nom de *pseudo-acinis*.

La génèse de ces divers organes, étudiée dans l'embryon ou dans la larve, donnerait lieu sans doute à d'intéressantes observations. Les considérations que nous venons de faire sont peut-être de nature à guider les embryologistes dans cette voie.

II. En terminant, arrêtons-nous un instant sur le rôle physiologique de ces divers appareils.

(1) LEYDIG : Zur Anatomie der Insekten; *Müller's Archiv*, 1859.

Le produit de sécrétion de ces glandes est variable. Les glandes en rosettes, logées autour de l'œsophage et dans les pièces mandibulaires, envoient leurs canaux excréteurs à la cuticule des pièces de la bouche, et jouent sans doute un rôle dans la digestion. Il est intéressant de remarquer à ce propos que les parasites présentent un plus grand développement de ces glandes que les autres édriophthalmes.

Les autres glandes paraissent être des glandes filières. En effet, celles des phronimes produisent le ciment nécessaire à la construction du sac dans lequel elles vivent, comme Claus l'a décrit.

Celles de l'urostyle de l'*Oniscus* produisent sans aucun doute une matière filante qui prend la forme de filaments très ténus mais assez résistants. L'attention de Lereboullet et de Weber avait déjà été fixée sur ce contenu visqueux.

Notre fig. 7 montre en *f* tout un faisceau de ces filaments étirés par une épingle. On arrive en effet avec un peu d'habitude à obtenir ce résultat en opérant sur un porte-objets. Mais le moyen le plus facile est de toucher le porte-objets avec le bord externe de l'urostyle, ou de son article basal, et d'éloigner ces parties très doucement; les filaments restent en partie fixés au verre et peuvent être aisément observés au microscope.

Nous n'avons pas fait l'analyse de ces filaments, mais leur aspect, tant à frais que dans les coupes des organes, est très semblable à celui de la soie des lépidoptères et des araignées.

Les petites cellules que nous avons trouvées sur toute la face tégumentaire des *Vibila* ont probablement un rôle moins spécialisé.

En un mot, les glandes cutanées des crustacés semblent jouer des rôles adaptés aux besoins de l'animal, comme le fait tout le tégument lui-même, tant chez les vertébrés que chez les invertébrés.

# BIBLIOGRAPHIE.


1 *Lereboullet* : Mém. sur les crustacés de la famille des cloportides qui habitent les environs de Strassbourg; Mém. du Museum de Strassbourg, 1853.

2 *Max Weber* : Anatomisches über Trichonisciden; Arch. f. mikr. Anatomie, 1881.

3 *L. Huet* : Sur l'existence d'organes segmentaires chez certains crustacés isopodes; C. R. de l'Ac. des sc., 1882.

4 *Max Weber* } Lettre et Réponse; Journal de l'Anat. et de la Phys. de Robin
5 *Huet* } et Pouchet, 1882.

6 *L. Huet* : Nouvelles recherches sur les crustacés isopodes; Ibidem, 1883.

7 *Fr. Leydig* : Ueber Argulus Foliaceus; Zeitschr. f. wiss. Zool., 1850.

8 *Nussbaum* : Bau und Thätigkeit der Drüsen; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 21.

9 *C. Claus* : Ueber die Entwicklung etc. der Arguliden; Zeitschr. f. wiss. Zool., 1875.

10 *Fr. Leydig* : Altes und Neues; Zool. Anzeiger, 1888.

11 » Ueber Argulus Foliaceus; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 33, 1889.

12 *O. Nebeski* : Beiträge zur Kenntniss der Amphipoden der Adria; Arb. a. d. zool. Instit. zu Wien, VIII, 1889.

13 *C. Claus* : Die Metamorphosen der Squilliden; Abhandl. d. Königl. Ges. d. Wissensch. zu Göttingen, XVI, 1871.

14 » Zur Naturgeschichte der Phronima sedentaria; Zeitschr. f. wiss. Zool., XXII, 1872.

15 *Mayer* : Carcinologische Mitth., I; Mitth. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. I, 1.

16 *C. Claus* : Der Organismus der Phronima; Arb. aus d. zool. Inst. zu Wien, II, 1879.

17 » Zur Kenntniss des Organ. und des feineren Baues der Daphniden; Zeitschr. f. w. Zool., XXV, 1875.

18 *Fr. Leydig* : Naturgeschichte der Daphniden, 1860.

19 *Spangenberg* : Zur Kenntniss von Branchipus stagnalis; Zeitschr. f. wiss. Zool., XXV, Suppl., 1875.

20 *Hoek* : Carcinologisches; Tijdschrift der Nederlandsche Dierk. Vereen., Deel IV, 1879.

21 *L. Blanc* : Observations faites sur la Tanais Oerstedii Kr.; Zool. Anz., VI, 1883.

22 *C. Claus* : Untersuchung über die Org. und Entw. von Branchipus etc.; Arbeiten aus d. zool. Inst. Wien, T. 6.
23 » Ueber Apseudes und die Tanaiden; Ibidem, T. 7.
24 » Ueber Lernœascus nemat. und die Phlichthydiden; Ibidem, T. 7.
25 » Ueber den Organismus der Nebaliden etc.; Ibidem, T. 8.
26 *Gerstœcker* : Bronn's Klassen, Bd. V, Ab. II, 1881.
27 *Braun* : Zur Kenntniss des Vorkommens der Speichel- und Kittdrüsen der Decapoden; Arb. aus d. zool. Inst. in Würzburg, Bd. 3, 1876-1877.
28 *Siebold et Stannius* : Anatomie comparée, trad. fr., 1850.
29 *Cornalia e Panceri* : Osservazioni zoologico-anatomiche sopra un nuovo genere de Crostacei Isopodi sedentarii (Gyge); Mém. de l'Ac. de Turin, 2e série, T. XIX, 1858.
30 *A. Dohrn* : Entwicklung und Organ. von Praniza (Anceus) maxillaris; Zeit. f. w. Zool., XX, 1867.
31 » Zur Kenntniss des Baues von Paranthura costana; Zeit. f. w. Zool., XX, 1867.
32 *G. Haller* : Beiträge zur Kenntniss der Naturg. der Caprellen; Zeitschr. f. w. Zool., XXXI, 1878.
33 *Giard et Bonnier* : Contribution à l'étude des Bopyriens; Travaux de l'Inst. de Lille, 1887.
34 *Rosenstadt* : Beiträge zur Kenntniss der Org. von Asellus aquat. und verwandter Isopoden; Biol. Centr., VIII, nº 15, 1888.
35 *Vom Rath* : Ueber eine eigenartige polycentrische Anordnung des Chromatins; Zool. Anz., XIII, 1890.
36 *Fr. Leydig* : Untersuchungen zur Anatomie.
37 *Frenzel* : Ueber den Darmkanal der Crustaceen; Arch. f. mikr. Anatomie, T. XXV, 1885.
38 *G. Gilson* : Les glandes odorifères du Blaps mortisaga; La Cellule, T. V.
39 *H. Bolsius* : Les organes segmentaires des hirudinées; La Cellule, T. V.

# EXPLICATION DES PLANCHES.

FIG. **1**. Dessin schématique représentant la constitution des glandes des corophides, d'après NEBESKI. *n*, noyau.

FIG. **2**. Schéma d'une variété des glandes de NEBESKI : le canal excréteur présente des canaux affluents qui jouent le rôle du grand canal central.

FIG. **3**. Schéma pour faire comprendre les éléments essentiels des glandes des pattes de *Phronima*, d'après MAYER et CLAUS.

FIG. **4**. Forme de « Beindrüsen », schématisée d'après les travaux de CLAUS.

FIG. **5**. Variété de « Hautdrüsen », retrouvée dans beaucoup d'espèces par CLAUS.

FIG. **6**. Schéma représentant la structure des glandes en rosettes, d'après l'opinion unanime des auteurs.

FIG. **7**. Dessin mi-schématique représentant une coupe horizontale de la partie postérieure du corps de l'*Oniscus asellus*. A gauche la figure montre la place occupée par les glandes, la direction des canaux excréteurs, et la place de l'issue de ces canaux. A droite la figure montre en *m*, le muscle érecteur de l'article externe de l'urostyle, en *m'*, les muscles extrinsèques du rectum, en *t*, les tissus de remplissage qui occupent les autres appendices saillants de l'animal avec les nerfs *n* et les vaisseaux *v*, enfin en *f* est représentée la matière sécrétée telle qu'on parvient à l'étirer par un instrument; *int*, intestin post-sphinctérien; *s*, sphincter de l'intestin; *r*, rectum. — Zeiss, A, 4.

FIG. **8**. Portion *a* de la cuticule représentée en coupe dans la FIG. **7**. Cette partie vue de face est la plus riche en pores cuticulaires. — Z., D, 4.

FIG. **9**. Coupe transversale de l'article extrême de l'urostyle, servant à montrer les dispositions des pores à ce niveau. — Z., D, 4.

FIG. **10**. Glande prise au niveau $gl^1$ de la FIG. **7** : *n*, noyau du canal; *v*, lobes dont le protoplasme se distend par les vacuoles. — Z., 1/12, 4.

FIG. **10**$^{bis}$. Noyau du canal vu de face. — Z., 1/12, 4.

FIG. **11** et **12**. Petites glandes dont le corps cellulaire présente de faibles incisures; leur place relative dans la FIG. **7** est au niveau de $gl^3$. — Z., D, 4.

FIG. **13**. Corps cellulaire à lobes multiples et irréguliers avec sections variées de canaux excréteurs. Niveau $gl^2$ de la FIG. **7**. — Z., 1/12, 4.

FIG. **14**. Glande de l'urostyle dont un des lobes a été distendu par une immense vacuole remplie de matière sécrétée. — Z., D, 4.

FIG. **15**. Glande dont la partie sécrétante s'est subdivisée en deux corps cellulaires réunis encore par un bras protoplasmatique sur lequel s'implante le canal ex-

créteur. Cette même cellule présente des vacuoles moins avancées que celles représentées dans la FIG. **14**. — Z., 1/12, 4.

FIG. **16**. Petite cellule complète, présentant tout son canal jusqu'à la cuticule. — Z., D, 4.

FIG. **17**. Passage des canaux excréteurs à travers la cuticule. *n*, noyaux du tissu de remplissage. — Z., 1/12, 4.

### Glandes des Phronima et Vibila.

FIG. **18**. Cellule de la tête de *Phronima* prise dans l'anneau glandulaire qui entoure l'œsophage. — Z., 1/12, 4.

FIG. **19**. Vue d'une coupe transversale de la tête de *Phronima* pour indiquer la position relative de la traînée de glandes spéciales sur lesquelles nous attirons l'attention : *a* indique cet amas glandulaire qui doit bientôt se séparer sur la ligne médiane pour devenir double en avant.

FIG. **20**. Coupe de cet amas glandulaire en pleine portion sécrétante. — Zeiss, 1/12, 4.

FIG. **21**, **22**, **23**. Coupes transversales à travers les cellules à canaux dépendant des traînées en question. *c*, canaux en coupe transversale; *n*, portions de noyaux vivaces; *d*, portions en dégénérescence. — Z., 1/12, 4.

FIG. **24**. Glandes des pattes de *Vibila*. *v*, vacuoles dans le noyau. — Z., D, 4.

### Glandes en rosettes.

FIG. **25**. Coupe transversale d'une rosette latérale de l'*Asellus aquaticus*. *n*, noyaux du tissu conjonctif placé entre les cellules; *c*, coupes de canaux excréteurs; *v*, vacuoles. — Zeiss, D, 4.

FIG. **26**. Rosette de l'*Ione thoracica* femelle : grande variété. — Zeiss, D, 4.

FIG. **27**. Rosette voisine de la précédente : petite variété au même grossissement.

FIG. **28**. Cellule de la rosette supra-œsophagienne de l'*Asellus aquaticus*. Il n'y a pas de zone obscure. — Z., D, 4.

FIG. **29**. Cellule de la rosette latérale de l'*Asellus aquaticus*. Il existe une zone claire et une zone obscure. — Z., D, 4.

FIG. **30**. Glande salivaire de *Vibila*. — Z., D, 4.

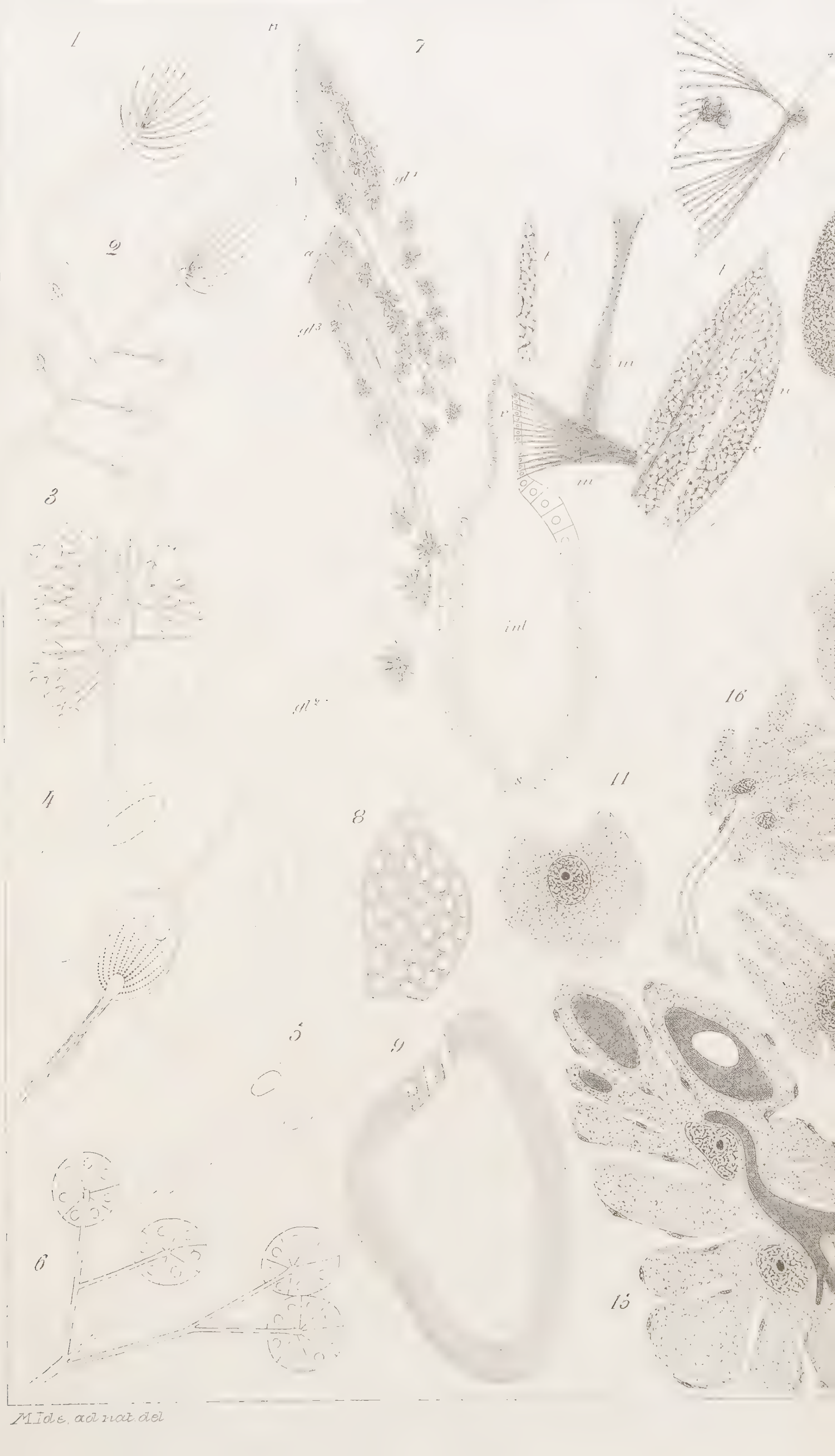
FIG. **31**, **32**. Glandes plus petites de transition répandues sur tout le corps de la *Vibila*. — Z., D, 4.

FIG. **33**. Rosette de *Gammarus pulex*. — Zeiss, D, 4.

# TABLE DES MATIÈRES.


Introduction et Aperçu historique . . . . . 347
1. Glandes de l'urostyle . . . . . 348
2. Glandes variées . . . . . 349
3. Glandes en rosettes. . . . . 351
Observations personnelles . . . . . 352
Méthodes . . . . . 352
1. Glandes de l'urostyle . . . . . 353
2. Glandes des Phronima et Vibila . . . . . 357
a) Glandes des pattes des Phronima . . . . . 357
b) Glandes de la tête des Phronima . . . . . 357
c) Glandes des pattes des Vibila med. . . . . 359
3. Glandes en rosettes. . . . . 360
Remarques générales . . . . . 364
1. Rapprochement des divers types . . . . . 364
2. Fonction . . . . . 367
Bibliographie . . . . . 369
Explication des figures . . . . . 371

Planche I.




Mids. ad nat. del.

F. Giele sc.

Planche II.

M Ide ad nat del

# LES TÉGUMENTS SÉMINAUX

DES

# PAPAVÉRACÉES

PAR

Alph. MEUNIER

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(*Mémoire déposé le 6 décembre*, 1891.)

# LES TÉGUMENTS SÉMINAUX DES PAPAVÉRACÉES

## INTRODUCTION.

On s'est déjà occupé des téguments séminaux des *Papavéracées*; néanmoins il y a lieu d'y revenir encore.

Godfrin (1) a tenté d'en faire connaître la constitution histologique : il ne sera pas difficile de mettre en relief les erreurs nombreuses de ce travail d'un caractère trop cursif, d'ailleurs, pour comporter une exactitude rigoureuse.

Brandza (2) vient, tout récemment, de reprendre la même étude à la lumière de l'histogénie : il y a lieu de s'étonner qu'il n'ait pas tiré meilleur parti d'un procédé éminemment propre à conduire à des résultats exacts, à condition qu'il en soit fait une application minutieuse et précise.

Brandza nous semble s'être attaché trop fidèlement aux pas de son prédécesseur et avoir adopté plusieurs de ses assertions et de ses dessins avec trop de confiance, pour conserver une complète originalité de vues et ne pas perdre certains des avantages que lui aurait valus une étude plus personnelle.

De fait, Brandza, pas plus que Godfrin, ne nous paraît avoir eu une complète intelligence du sujet, ni avoir reconnu, sous ses modalités nombreuses, le canevas commun, la trame histologique essentielle, tant des *papavérées* que des *fumariées*, réunies à bon droit par certains auteurs dans le groupe naturel des *papavéracées*.

Brandza fait remarquer avec raison que l'histologie aussi bien que l'histogénie des graines est beaucoup moins connue qu'on ne se l'imagine

(1) Julien Godfrin : *Étude histologique sur les téguments séminaux des Angiospermes*, Nancy, 1880.

(2) Marcel Brandza : *Développement des téguments de la graine;* Revue générale de botanique, Paris, 1891.

communément. Nous en sommes convaincu plus que personne, et nous nous expliquons ainsi l'insuffisance relative des synthèses tentées sur ce sujet dans ces dernières années.

Sans méconnaître le mérite réel de ces aperçus synthétiques, tout prématurés qu'ils soient, on peut regretter que l'analyse n'en ait pas fourni des bases plus scientifiques.

Le moment n'est donc pas venu d'abandonner le travail analytique à peine commencé sur ce terrain.

Nos présentes recherches limitées à la famille des *papavéracées* y seront une nouvelle contribution.

D'autre part, sans négliger les caractères histologiques et histogéniques des téguments de ces plantes, nous nous attacherons plus qu'on ne l'a fait jusqu'ici à leurs caractères cytologiques. Ces derniers non seulement constituent le complément obligé des premiers, mais ils les dominent et méritent à tous égards la préséance. On ne peut les négliger sans se désintéresser de ce que le spermoderme a de plus instructif, de plus propre à nous révéler les vraies affinités des plantes.

Du reste, l'histologie n'est pas possible sans un minimum d'exactitude cytologique. Très souvent ce minimum n'est pas atteint et les recherches histologiques ainsi faites sont, de ce chef, absolument vaines.

Enfin, ce qui caractérise un tissu c'est non seulement la forme et la fonction des cellules qui le constituent, mais aussi leur origine. Ce dernier caractère astreint qui veut étudier l'évolution d'un organe, à tenir les yeux fixés sur les organes limitrophes, pour ne jamais perdre de vue leurs limites respectives et ne pas s'exposer à y introduire, après coup, une délimitation arbitraire que la nature désavoue.

En ce qui concerne le spermoderme, on ne peut se dispenser de tenir en observation le nucelle et les productions endospermiques aussi bien que les téguments ovulaires.

Cette remarque est ici à sa place, puisque peu de sujets ont été aussi féconds en méprises que celui que nous nous proposons de traiter à nouveau dans ces quelques pages.

On verra d'ailleurs que la nature apporte rarement un soin égal à établir l'indépendance de tissus voisins d'origine différente, par l'interposition de *cuticules limites* et par ce que nous appellerons, en empruntant à la géologie un terme très bien en situation ici, la *discordance de stratification*.

Ceci demande un mot d'explication.

Un organe dérivant toujours ou bien d'une cellule-mère unique, ou bien de plusieurs cellules génératrices disposées entre elles dans un ordre déterminé, et cela par une série régulière de cloisonnements, les éléments constitutifs des diverses assises cellulaires de cet organe ont entre eux, surtout si l'organe est peu complexe, un rapport numérique facile à constater, et généralement ce rapport est simple. Les éléments constitutifs d'un autre organe, voisin du premier, sont aussi distribués entre eux d'une certaine façon, qui trahit leur filiation commune. Entre les éléments constitutifs d'organes contigus, mais originairement distincts, cette relation génétique n'existant pas, ce rapport numérique simple ne s'observe pas non plus nécessairement. Sans doute il peut exister accidentellement; mais habituellement il n'existe pas. C'est cette absence de ce rapport, que nous appelons *discordance de stratification*. Ce caractère suffirait dans bien des cas, indépendamment de l'extension habituellement inégale d'organes contigus, à faire reconnaître l'indépendance originelle de ceux ci.

# PRÉLIMINAIRES.

Avant d'aborder l'exposé détaillé de nos observations sur les téguments séminaux des *papavéracées*, il nous paraît avantageux de formuler brièvement les considérations générales qu'elles nous ont suggérées. Sans doute, c'est l'analyse seule qui peut nous faire saisir derrière les particularités individuelles le plan fondamental qui caractérise un groupe d'objets similaires; mais il est utile, après l'avoir surpris, d'en faire la base d'un exposé méthodique des détails.

Nous rapporterons ces données générales à la figure schématique **1**, Pl. I, où nous avons tracé les traits essentiels du spermoderme des *papavéracées*, en en élaguant à dessein toutes les particularités.

## § 1. STRUCTURE PRIMITIVE DE L'OVULE.

L'ovule des *papavéracées (papavérées et fumariées)* oscille entre deux formes extrêmes : la forme anatrope et la forme campylotrope.

Tandis que les *papavérées* ont presque toujours des ovules franchement anatropes, la plupart des *fumariées* nous en offrent des campylotropes.

Si l'on attachait moins d'importance à la constitution de la corolle et de l'androcée, on trouverait peut-être que le caractère tiré de la forme de l'ovule en vaut bien un autre comme principe de subdivision en deux tribus de cette famille naturelle de végétaux.

Notre observation vise surtout le genre *Hypecoum* que les *papavérées* réclament à ce titre. L'ovule, dans ce genre, est anatrope et les caractères spermodermiques de la graine en font une graine de *papavérée*, non de *fumariée*.

Nous verrons en effet que ce qui rejaillit le plus sur la physionomie du spermoderme des *papavéracées*, c'est la forme de l'ovule.

L'ovule des *papavéracées*, quelle que soit sa forme, est toujours bitégumenté.

La primine, ou tégument externe, *te*, toujours formée au début de l'organe de deux assises cellulaires, comme dans l'ovule très jeune de *Papaver rheas*, FIG. 2, en comporte toujours davantage plus tard, par suite du cloisonnement tangentiel ou oblique des cellules de l'assise interne, sinon sur toute la surface de l'ovule, du moins dans le voisinage plus ou moins circonscrit de la chalaze et du raphé dans les cas d'anatropie de l'ovule.

La secondine, ou tégument interne, *ti*, toujours réduite aussi primitivement à deux assises cellulaires, $a'$ et $b'$, FIG. 2, voit régulièrement son assise interne, $b'$, se dédoubler très tôt tangentiellement en deux autres assises, $b'$ et $d'$, FIG. 3; ce qui en porte constamment le nombre à trois : $a'$, $d'$, $b'$.

L'assise externe, $a'$, n'étant plus assujettie dans la suite qu'à des cloisonnements radiaux orientés suivant l'axe longitudinal de l'ovule, se trouve bientôt constituée de cellules étroites et allongées dont on peut apprécier le grand diamètre sur des coupes longitudinales, FIG. 4, de l'ovule; le petit sur des coupes transversales.

Les deux autres assises, $d'$ et $b'$, exemptes aussi dorénavant de tout autre cloisonnement tangentiel, ne subissent plus que des cloisonnements radiaux, orientés transversalement à l'axe longitudinal de l'ovule. On en voit donc seulement la petite section sur des coupes longitudinales de cet organe.

Nous verrons par la suite que, dans les limites de nos observations étendues à une vingtaine de genres, tant de *papavérées* que de *fumariées*, nous n'avons vu aucune espèce s'écarter de cette voie dans le développement de ses téguments ovulaires.

Entre la primine et la secondine il existe toujours une cuticule appartenant à la secondine. Il importe de la constater : car, par sa persistance jusque dans la graine mûre, elle permet toujours de faire la part respective des deux téguments, indépendamment de la *discordance de stratification* qui peut devenir moins tranchée entre elles; indépendamment aussi de la séparation mécanique que l'on peut trouver parfois difficile à réaliser.

Une cuticule également nette et d'une importance égale recouvre le nucelle, *nu*, FIG. 4, et l'isole du tégument interne.

Ce nucelle, relativement gros, est limité d'ailleurs par une assise de cellules auxquelles leur nature toute spéciale fait présager une destinée différente de celle du tissu sous-jacent.

Tandis que celui-ci est résorbé progressivement par le sac embryonnaire, *se*, qui prend très vite un grand développement, la couche épidermique reste toujours indemne et accuse longtemps au contraire, par la condensation du protoplasme dans ses cellules, une vitalité croissante.

## § 2. DÉVELOPPEMENT ULTÉRIEUR DE L'OVULE.

L'uniformité reconnue dans la structure primordiale de l'ovule des *papavéracées* se constate à nouveau dans la série des modifications qu'il subit pendant son évolution.

### A. *Tégument externe.*

Des trois couches, *a*, *d*, *b*, FIG. 1, qui peuvent être considérées comme entrant normalement dans la constitution de la primine, l'externe, *a*, et l'interne, *b*, sont seules nécessairement généralisées à toute l'étendue de l'organe; la moyenne, *d*, qui peut très bien comporter plusieurs assises cellulaires, n'a qu'exceptionnellement cette extension. Elle n'est essentiellement requise que dans le voisinage de la chalaze et du raphé, où sa présence est subordonnée à la nécessité de donner asile aux tissus conducteurs et d'établir la transition entre les deux assises limites. Ce n'est qu'un tissu conjonctif. Cette couche n'est du reste jamais assujettie à des différentiations caractéristiques quelconques; elle reste purement parenchymateuse. De plus, son inconstance au milieu d'espèces d'un même genre, doit lui faire refuser toute valeur taxinomique, contrairement aux vues de BRANDZA, qui, suivant en cela l'erreur de son prédécesseur GODFRIN, accorde à cette couche une importance que son rôle ne légitime aucunement.

Il n'en est pas de même des deux assises limites.

L'externe, *a*, prend presque toujours un grand développement et subit en outre des différentiations cytologiques profondes chaque fois que la persistance d'un péricarpe ligneux autour de la graine ne les rend pas inutiles. La nature de ces différentiations est d'autre part trop diverse pour qu'il soit possible de n'y voir que des variantes d'un type unique. Nous verrons au contraire que ces différentiations suivent deux directions divergentes qui cadrent bien avec les deux tribus de la famille qui nous occupe.

L'interne, *b*, au contraire, outre qu'elle devient toujours le siège d'une cristallisation d'oxalate calcique, voit aussi presque toujours son protoplasme se transformer sur place, à un moment donné, en un feutre cellulosique d'une structure toute spéciale.

La constance de ce double caractère donne à cette assise une importance de premier ordre. C'est, après la structure tégumentaire de l'ovule jeune, le caractère le plus général des *papavéracées*, celui qui marque le plus intimement l'affinité des *papavérées* avec les *fumariées*.

B. *Tégument interne.*

Les trois couches, $a'$, $d'$, $b'$, de la secondine, toujours exemptes dorénavant de cloisonnements tangentiels, prennent habituellement au début un développement parallèle, chacune dans la direction que lui a imprimée le mode de cloisonnement des cellules qui la constituent. Il est toutefois normal de voir la médiane, $d'$, prendre d'abord un avancement marqué en dimensions sur les autres.

La suite du développement introduit entre elles des différences considérables, que l'on peut brièvement cataloguer comme suit :

1° Les trois couches conservent leur autonomie et se différencient cytologiquement.

Dans ce cas :

L'externe, $a'$, devient une assise de fibres longitudinales;

La médiane, $d'$, devient une assise de fibres transversales;

L'interne, $b'$, devient une assise de cellules plus ou moins tabulaires, remplies d'une substance brune homogène et ornées d'une striation très délicate dans leurs membranes.

2° La couche médiane, $d'$, perd seule son autonomie et s'écrase par l'effet de la poussée centrifuge exercée par l'endosperme en voie de développement. Les deux autres conservent les caractères cités plus haut.

3° La couche externe, $a'$, s'atrophie. Dans ce cas la couche médiane, $d'$, partage toujours le même sort; et il ne subsiste, après l'effondrement des deux externes, que l'interne, $b'$, qui ne disparaît jamais.

Nous verrons que ce dernier cas s'applique constamment aux graines issues d'ovules campylotropes, donc aux *fumariées*, sans leur être cependant exclusif.

C. *Nucelle.*

Nous avons vu l'épiderme du nucelle accuser, dès le début, des caractères qui semblaient devoir lui présager un sort privilégié. De fait, il n'est jamais atteint par la résorption qui entraîne presque tout ce qui lui est sous-jacent, dans le développement rapide du sac embryonnaire. Son proto-

plasme s'enrichit au contraire, la fécule y apparaît, et il se transforme en un albumen nucellaire, *aln*, légèrement amylacé, qui ne manque à aucune *papavéracée*, du moins sous la forme réduite à laquelle l'amène finalement la poussée centrifuge de l'albumen du sac embryonnaire, *alse*.

Ce dernier, produit tardivement et par voie centripète, à partir d'une couche périphérique initiale, devient toujours la partie prépondérante de l'amande et prend dans toute l'étendue des *papavéracées* les mêmes enclaves huileuses et aleuriques.

L'embryon droit ou arqué, toujours de petite taille, se trouve inclus dans l'albumen au voisinage du micropyle.

## § 3. CONSTITUTION DÉFINITIVE DE LA GRAINE.

Malgré des différences extérieures qui, à première vue, pourraient sembler profondes ou irréductibles, les graines de toutes les *papavéracées* peuvent et doivent être ramenées, en dernière analyse, à un type unique, dans lequel il n'est pas difficile de retrouver des traits de famille fortement imprimés.

### A. *Spermoderme.*

Le spermoderme, *spd*, FIG. 1, des *papavéracées*, rendu très variable dans son aspect définitif par la différentiation, mais essentiellement semblable par son origine, résulte toujours des deux téguments ovulaires, *te* et *ti*, plus ou moins profondément modifiés, mais toujours conservés l'un et l'autre partiellement si non intégralement, et toujours maintenus distincts par la cuticule, *c'*, qui marque leurs frontières respectives.

Nous n'entrerons pas maintenant à leur sujet dans des développements qui doivent faire l'objet de l'exposé détaillé de nos observations.

### B. *L'amande.*

L'amande, toujours franchement délimitée par la cuticule, *c''*, conservée du nucelle, comprend toujours, outre un embryon relativement petit, un albumen double, *alb*.

L'un, *aln*, véritable périsperme amylacé, périphérique, mince, dernier vestige du nucelle, réduit généralement à une seule assise cellulaire, sauf sous la chalaze, où il en comporte habituellement plusieurs. L'autre, *alse*, véritable endosperme charnu, central, abondant, produit du sac embryonnaire.

Entre les deux la ligne de démarcation s'établit, à défaut constant de cuticule, par une *discordance de stratification*, toujours très apparente et rendue souvent plus sensible encore par la présence à ce niveau des membranes conservées, mais écrasées, des cellules résorbées du parenchyme sous-épidermique du nucelle.

Godfrin et Brandza n'ont pas compris ainsi la structure de la graine des *papavéracées*.

Ce dernier rattache constamment la couche périspermique au spermoderme. C'est une manière de voir qu'aucune raison ne saurait légitimer. Il est vrai qu'il n'a pas soupçonné son origine nucellaire, puisque, bien qu'ayant adjoint cette couche au spermoderme, il considère celui-ci comme formé exclusivement aux dépens des téguments ovulaires. Il désigne du reste expressément cette couche comme constituant l'épiderme interne de la secondine.

C'est une erreur dans laquelle l'étude histogénique des objets aurait dû l'empêcher de verser. C'est de plus une erreur que l'étude histologique attentive des graines mûres rend impossible; car il ne peut jamais être question de réunir dans un même tissu des assises cellulaires entre lesquelles la présence d'une cuticule établit une barrière infranchissable, en affirmant une origine manifestement distincte.

Les mêmes remarques s'appliquent au travail de Godfrin, où l'on constate en outre d'autres erreurs d'observation, qui lui ont fait établir dans le spermoderme des *papavéracées* presque autant de types que d'espèces étudiées, ce qui implique une absence de comparaison dans les recherches et les entache d'un vice radical.

Nous mettrons en relief ces dissidences entre les vues de ces auteurs et les nôtres, au fur et à mesure que nous les rencontrerons dans l'analyse des objets, que nous allons aborder.

## OBSERVATIONS.

Dans l'examen que nous allons faire des principaux genres de *papavéracées*, aux multiples points de vue indiqués plus haut, nous accorderons la préséance aux *papavérées*, qui nous paraissent plus propres à faciliter l'intelligence de la structure spermodermique de tout le groupe.

### I. Papavérées.

#### A. *Genre Papaver et autres similaires : Rœmeria, Meconopsis.*

L'ovule des diverses espèces de *Papaver*, sans être franchement anatrope, doit cependant être considéré comme tel, eu égard à ses rapports étroits avec ceux des autres *papavérées* qui le sont plus manifestement.

Celui du *Papaver Rheas* est reproduit en coupe longitudinale, au moment de la fécondation, dans la FIG. 4, PL. I. Ceux des autres espèces congénères n'en diffèrent que par des détails très secondaires. Il présente, outre un nucelle, *nu*, assez volumineux, que limite un épiderme bien distinct et cuticularisé et dont le parenchyme interne est en voie de résorption par suite de l'accroissement du sac embryonnaire, *se*, deux téguments très nettement distincts l'un de l'autre grâce à une cuticule séparatrice, grâce aussi à la discordance de stratification qui règne entre eux. L'externe, *te*, formé de deux assises cellulaires sur la plus grande partie de son étendue, se développe beaucoup plus rapidement du côté opposé au funicule. Il en résulte que l'exostome, *ex*, est exentrique et ramené près du hile.

L'interne, *ti*, développé d'une façon plus égale tout autour du nucelle, place l'endostome, *en*, au sommet de celui-ci, à une grande distance de l'exostome. Ce tégument comporte à ce moment trois assises cellulaires dont l'externe, *a'*, ne subit que des cloisonnements longitudinaux, les deux internes, *d'* et *b'*, des cloisonnements transversaux. Celles-ci ne sont pas primitives; leur origine commune remonte à la subdivision tangentielle de

l'assise interne, *b'*, de la secondine, *ti*, de l'ovule très jeune, FIG. **2**, dans lequel cet organe ne comporte que deux assises cellulaires primordiales, *a'* et *b'*.

Le clivage de cette assise, *b'*, en deux autres, *b'* et *d'*, se produit néanmoins très tôt, FIG. **3**, et intéresse en même temps toute l'étendue du tégument. On ne peut le surprendre qu'en soumettant à l'observation des ovules encore très jeunes, bien avant qu'ils n'aient revêtu la forme qui les caractérise au moment de la fécondation.

Ce cloisonnement tangentiel précoce est le seul qui se produise jamais dans le tégument interne; mais il se produit toujours. D'où il suit que celui-ci ne comporte jamais ni plus ni moins que trois assises cellulaires.

Nous insistons sur ce fait déjà signalé plus haut, car il est commun à toutes les *papavéracées*, et sa constatation est de nature à faire éviter bien des erreurs d'observation dans l'étude du spermoderme définitif de ces plantes. C'est en grande partie sans doute pour avoir négligé l'étude de ce processus évolutif du tégument interne, que nos devanciers se sont égarés dans leurs recherches.

Les cinq assises tégumentaires de l'ovule se retrouvent sans plus, après différentiation, dans le spermoderme, *spd*, de la graine mûre, dont la FIG. **5** reproduit une section transversale complète, sous un faible grossissement.

La FIG. **6** en agrandit une petite portion de la périphérie; elle nous permettra l'analyse de la structure spermodermique de cette graine, au point de vue cytologique.

Le tégument externe, *te*, s'y retrouve dans ses deux assises cellulaires essentielles, *a* et *b*. Les cellules de l'assise épidermique, *a*, ont pris, en même temps que des contours ondulés, FIG. **8**, un développement tangentiel considérable. Leur membrane épaissie du côté externe seulement ne l'est que faiblement; elle est recouverte extérieurement par une cuticule délicate, *c*, qui laisse voir souvent de face, un réticulum très irrégulier, causé sans doute par sa désagrégation.

Les cellules de l'assise interne, *b*, restent petites, tabulaires et polygonales, FIG. **7**. Leur contenu granuleux, *oc*, est bien, contrairement à l'assertion de BRANDZA (1), de l'oxalate calcique; l'acide chlorhydrique le fait disparaître rapidement sans effervescence; seulement la substance y est mal cristallisée, les cristaux ou les granules y sont d'une petitesse infinie.

(1) Loc cit., page 83.

Entre ces deux assises, au niveau des parois radiales des grandes cellules de l'épiderme, on rencontre par ci, par là, quelques petites cellules représentant le tissu surnuméraire, *d*, dont la présence paraît uniquement subordonnée à la nécessité de ménager la transition entre les deux assises limites. Ce n'est, avons nous dit, qu'un tissu conjonctif sans intérêt spermodermique, plus abondant au voisinage de la chalaze, pour la raison signalée plus haut.

Le tégument interne, *ti*, séparé de l'externe par la cuticule, *c'*, et du tissu sous-jacent par la cuticule *c''*, a aussi conservé les trois assises cellulaires que nous lui avons reconnues dans l'ovule.

L'assise externe, *a'*, est composée de fibres à parois très épaisses et disposées suivant l'axe longitudinal de la graine.

L'assise interne, *b'*, est formée de cellules assez grandes, à membranes striées, pleines à la maturité d'une substance brune semi-fluide, et orientées transversalement au grand axe de la graine. C'est évidemment l'assise *e*, *fig.* 15, *Pl. IV*, de Godfrin et l'assise interne de la couche *d*, *fig.* 1, *Pl.* 6, de Brandza, si tant est qu'on peut la reconnaître sûrement dans cette figure schématique.

L'assise intermédiaire *d''*, est formée de cellules à parois minces, bientôt dépouillées de tout contenu et conséquemment peu résistantes, qui s'écrasent en prenant une disposition oblique. C'est évidemment l'assise externe mal figurée de la couche *d*, *fig*, 1, *Pl.* 6, de Brandza; c'est aussi la couche *d*, *fig.* 15, *Pl. IV*, de Godfrin, à laquelle cet auteur n'attribue plusieurs assises cellulaires que par une erreur d'observation, causée sans doute par l'obliquité des parois radiales des cellules constitutives de cette assise unique.

Quant à l'assise *f* de Godfrin, et l'assise *e* de Brandza, mêmes figures, il est absolument inadmissible qu'on l'annexe au tégument interne. C'est l'assise *aln* de notre fig. **6**; c'est l'épiderme conservé du nucelle, séparé des tissus tégumentaires par une forte cuticule *c''*, séparé de l'albumen interne, *alse*, issu du sac embryonnaire par les lambeaux des membranes écrasées des cellules sous-épidermiques du nucelle; c'est un véritable albumen nucellaire dont les substances de réserve assez rares sont de nature amylacée. A aucun titre, on ne peut l'incorporer au tégument interne du spermoderme. Son origine nucellaire, la cuticule isolatrice qui le recouvre, la discordance de stratification qui existe entre lui et les tissus tégumentaires, tout concourt à lui faire respecter son autonomie. Du reste, cette assise ne contracte

aucune soudure avec le spermoderme; elle lui est contiguë, non adhérente, elle s'en détache dans les manipulations avec beaucoup de facilité.

Nous n'insistons tant sur ces remarques que parce qu'elles ont une portée beaucoup plus étendue que le cas particulier à propos duquel nous les formulons. L'erreur signalée ici se reproduit constamment, chez les auteurs dont nous discutons le travail, dans l'interprétation de la structure de la graine des *papavéracées*, qui se trouve ainsi faussée.

Dorénavant il nous suffira de signaler le fait.

Les genres *Meconopsis* et *Rœmeria* ont une structure spermodermique trop semblable à celle des diverses espèces de *Papaver*, et que nous venons de décrire dans le *Papaver rheas*, pour qu'il soit utile de s'y arrêter.

### B. *Genre Chelidonium.*

L'ovule strictement anatrope de *Chelidonium majus*, reproduit en coupe longitudinale dans la FIG. 9, PL. I, vers le moment de la fécondation, résume suffisamment bien les caractères que cet organe revêt habituellement dans les *papavérées*, pour qu'on puisse le considérer comme le type des ovules de cette tribu.

On y reconnaîtra sans peine la structure tégumentaire essentielle, déjà décrite, en y comprenant l'excentricité de l'exostome, *ex*. La présence du raphé, *r*, est la conséquence naturelle de l'anatropie de l'organe. Le développement exagéré du tissu conjonctif entre les deux assises limites du tégument externe s'y trouve naturellement expliqué par le besoin d'héberger les tissus conducteurs. La strophiole, *str*, qui s'y développe très tôt, prend des proportions inconnues ailleurs

Sur la plus grande partie de la surface de l'ovule les téguments ne comportent que les cinq assises cellulaires réglementaires, dont deux appartiennent au tégument externe, *te*, trois au tégument interne, *ti*.

Ce sont ces mêmes assises que nous retrouvons, en voie de différentiation, FIG. **12**, dans une partie de coupe transversale d'une graine encore très jeune.

L'assise épidermique, *a*, épaissit déjà sa membrane du côté externe, et la membrane secondaire, *m''*, en voie de formation, laisse voir une striation très nette dans les trois directions. Les stries radiales sont en relation du côté interne avec de petits pertuits évasés en forme de pavillon, qui rendent festonnée la limite interne de la membrane vue en coupe optique.

Dans l'assise, *b*, la cristallisation d'oxalate calcique s'est déjà produite; elle est toujours précoce. Les cristaux sont alors assez irrégulièrement disséminés dans le protoplasme cellulaire que nous n'avons pas figuré.

Des trois assises du tégument interne la médiane, *d'*, est celle dont le développement radial a fait le plus de progrès jusqu'ici, suivant une règle que nous avons dit s'appliquer généralement à ses homologues dans la famille que nous étudions. Les deux autres ont déjà leur trame cellulaire constituée; mais le travail de différentiation n'a pas encore commencé à s'y produire.

Quant au nucelle, *nu*, on lui retrouve encore, outre son épiderme, *e*, qui sera toujours respecté, une certaine épaisseur de parenchyme non encore envahi par la résorption qui le ronge progressivement. Il est hors de doute pour nous que cet épiderme nucellaire soit l'assise désignée par la lettre *e* également dans les *fig.* 9 *à* 14 *Pl.* 5 de Brandza, et attribuée erronément par lui au tégument interne.

L'examen du spermoderme mûr nous en fournira une preuve nouvelle. La fig. **10** reproduit une coupe transversale de la graine mûre, vers son milieu, et intéressant conséquemment la strophiole, *str*, que nous avons vu naître sur le dos du raphé, *r*, dans l'ovule, fig. **9**.

Le spermoderme en est agrandi, sur une petite étendue, dans la fig. **11**. En comparant celle-ci avec la fig. **12** on peut se rendre compte du travail de différentiation réalisé pendant les dernières phases de la maturation de la graine. La membrane externe de l'assise épidermique a continué de s'épaissir, en conservant la striation déjà signalée dans sa substance, et surtout la striation radiale beaucoup mieux marquée. Cette membrane, moins épaisse au niveau des parois latérales et renflée au milieu des cellules, repose sur un coussinet de protoplasme durci qui remplit toujours exactement l'étroite cavité cellulaire, *cvc*, après la cessation des phénomènes d'épaississement de la membrane. Celle-ci ne saurait donc pas s'infléchir à l'intérieur et donner à la graine une surface aréolée, comme l'affirment à tort Godfrin et Brandza. La graine reste lisse.

L'assise *b* a vu son protoplasme se transformer sur place en un feutre cellulosique, *pc*, dans lequel sont bloqués les cristaux d'oxalate de chaux, *oc*, qui entre temps ont émigré vers le haut des cellules.

Une cuticule, *c'*, règne entre cette assise et le tégument interne, *ti*. Celui-ci commence par la couche de fibres *a'*, homologue de celle décrite dans le *Papaver rheas*. Si Godfrin (1) avait étudié le développement des

(1) Loc. cit., page 86.

spermodermes dont il s'est occupé, ou si dans ces spermodermes il avait mis un soin suffisant à rechercher les cuticules limites de leurs divers éléments, il n'aurait pas nié cette homologie.

L'assise médiane, *d'*, est formée de cellules à parois latérales inclinées obliquement par suite de pression, et qui peuvent et doivent être considérées, malgré le peu d'épaississement de leur membrane, comme des fibres disposées transversalement à celles de l'assise *a'*.

L'assise *b'* interne montre des cellules tabulaires à parois minces et légèrement striées, comme son homologue dans les autres genres.

Avec elle finit le spermoderme, *spd*. En dessous, interposée entre l'albumen du sac embryonnaire, *alse*, et le spermoderme, on retrouve la couche épidermique du nucelle transformé en albumen nucellaire, *aln*, et recouvert par sa propre cuticule très manifeste *c''*. C'est bien lui qu'il faut reconnaître dans l'assise interne de la couche *d*, dite parenchymateuse par Godfrin, *fig.* 12, *Pl. IV*, et dans l'assise *e*, *fig.* 9 *et* 10 *Pl. V*, de Brandza.

Ces deux botanistes n'ont sans doute pas cherché à débrouiller la nature de ce prétendu parenchyme par la technique microscopique.

Les autres espèces ne sont pas notablement différentes de l'espèce *majus*, au point de vue spermodermique.

### C. *Genre Glaucium.*

Les deux ou trois espèces de *Glaucium* que nous avons étudiées nous ont présenté, à peu de chose près, la même physionomie spermodermique. Nous en avons traduit les caractères ordinaires dans la fig. **14**, empruntée à une coupe transversale de la graine de *Glaucium flavum*.

Les cellules épidermiques, *a*, ont une très grande étendue tangentielle. La membrane externe, un peu moins épaisse au centre, traduit une structure finement striée, comme son homologue dans le genre *Chelidonium*. A la maturité, la couche la plus interne, *ci*, de cette membrane secondaire révèle les caractères d'une couche cutinisée : peut-être a-t-elle pour mission de suppléer à la cuticule externe, *c*, qui, ici comme dans les autres genres similaires, tend à s'atténuer de plus en plus. Cette même cuticule, *ci*, qui donne les réactions des matières azotées n'est sans doute que la membrane de Mohl, conservée en place après la cessation des phénomènes d'épaississement de la membrane cellulosique. Elle s'en détache aisément et montre alors sa face externe couverte de petites protubérances primitivement enga-

gées dans les petits pertuis évasés de la membrane cellulosique à la forme desquels elles sont parfaitement adaptées.

L'assise *b* est formée de cellules prismatiques plus développées radialement que dans ses homologues déjà rencontrées; le feutre cellulosique formé par transformation du protoplasme préexistant, y est tout émaillé de cristaux d'oxalate de chaux, *oc*. La FIG. **15** est la reproduction d'une coupe tangentielle de quelques cellules de cette assise. En dessous d'elle, FIG. **14**, règne la cuticule habituelle, *c'*, limite naturelle du tégument interne, *ti*.

Des trois assises normales de celui-ci, l'externe, *a'*, quoique formée de fibres longitudinales, comme précédemment, est plus faible; la médiane, *d'*, malgré son grand développement temporaire, est maintenant écrasée; GODFRIN ne l'a pas remarquée. L'interne enfin, *b'*, présente ici le plus grand développement dont cette assise soit susceptible dans toute l'étendue du groupe de plantes que nous analysons. Nous l'avons reproduite, vue de face, dans la FIG. **16**, où l'on pourra se rendre compte de l'orientation habituelle des stries sur toutes les faces des cellules. C'est l'assise *d*, *figure* 13, *Pl. IV*, de GODFRIN. Par une inconséquence qui frappe, l'assise épidermique du nucelle n'est plus adjointe par lui au spermoderme. Elle existe cependant ici comme partout, *aln*, FIG. **14**, quoique habituellement plus écrasée entre le spermoderme dont elle est séparée par sa cuticule propre, *c''*, et l'endosperme du sac embryonnaire, *alse*, qui n'a pas de cuticule, mais dont la discordance de stratification est palpable.

Quant à l'ovule, un examen rapide de la FIG. **13** lui fera aisément reconnaître les traits de famille déjà analysés ailleurs.

### D. *Genre Bocconia.*

a) Espèce *cordata*. L'ovule de *Bocconia cordata* n'offre aucune particularité dont on ne puisse facilement se rendre compte par la FIG. **17**. Reproduit là jusque dans ses plus minutieux détails, il ne s'écarte en rien d'essentiel de ses congénères. Si l'on s'étonnait de constater trois assises cellulaires dans son tégument externe, *te*, il suffirait de faire remarquer que la coupe optique figurée coïncide précisément avec un plan dans lequel l'assise interne s'est dédoublée pour donner une rangée de cellules conjonctives, que nous avons désignées par la lettre *d*, et qui serviront à ménager la transition entre les grandes cellules de l'assise épidermique et celles plus petites de l'assise interne. Une coupe parallèle à celle-là prise soit un peu plus haut,

soit un peu plus bas, n'aurait laissé voir que deux assises cellulaires dans le tégument externe.

La FIG. **18** est empruntée à une coupe transversale de la graine mûre. On y remarquera la strophiole, *str*, développée sur le raphé, *r*, plus tardivement que dans le *Chelidonium*, et restée beaucoup plus petite.

Le spermoderme, FIG. **19**, nous offre, outre l'assise épidermique dont la membrane participe des caractères déjà mis en relief, une assise de cellules prismatiques, *b*, où la différentiation propre à cette couche se traduit de la façon la plus achevée.

Le feutre cellulosique, *pc*, plus fin vers le bas, plus grossier vers le haut, qui finit par envahir toute la cellule en enrobant les cristaux d'oxalate presque tous localisés au sommet de la cellule, doit être considéré, pensons-nous, comme le résultat d'une transformation sur place des fibrilles ou des cordons du protoplasme préexistant. Soit par substitution à la matière plasmatique de la substance cellulosique qui se trouve d'abord à l'état de fécule dans la cellule, soit par dédoublement de la substance plasmatique dont la désagrégation moléculaire peut donner naissance, comme on sait, à des substances ternaires, soit plutôt par la combinaison de ces deux processus, qui plus probablement entrent tous deux comme facteurs dans le phénomène.

Nous ne pouvons nous défendre de rattacher cette formation à d'autres que nous avons décrites dans un travail antérieur(1), chez les *portulacées* et les *silénées*, en nous attachant à en figurer les plus beaux spécimens. Nous comptons nous livrer ailleurs à l'étude spéciale des phénomènes qui en amènent la production.

Pour en finir avec le spermoderme de cette plante, il nous suffira de faire remarquer l'écrasement plus complet qu'ailleurs de l'assise médiane, *d'*, du tégument interne, et qui demande une observation très attentive pour être reconnue.

Les caractères ordinaires se constatent dans les deux autres assises, *a'* et *b'*. Il en est de même chez l'albumen nucellaire *aln*. Comme aussi chez l'albumen du sac embryonnaire, *alse*.

b) Espèce *frutescens*. La physionomie un peu spéciale du *Bocconia cordata* se reconnaît aussi dans le *Bocconia frutescens*, FIG. **37**, PL. II, mais conjointement avec une sclérification plus accusée de tous les tissus,

(1) *Les téguments séminaux des cyclospermées;* La Cellule, t. VI, 2e fascicule, 1890.

d'où résulte une rigidité beaucoup plus grande dans le spermoderme de cette espèce.

La comparaison entre les deux FIG. **37**, PL. II et **19**, PL. I, y fera en outre facilement découvrir une différence que nos devanciers n'auraient pas manqué de considérer comme essentielle, et que nous n'estimons être que très accessoire. C'est la présence, sous une épaisseur assez notable, du tissu conjonctif *d*, généralisée à toute l'étendue du spermoderme. L'inconstance de ce tissu chez deux espèces voisines appartenant manifestement au même genre, suffit à lui faire refuser toute valeur taxinomique, conformément aux notions générales émises dans nos préliminaires. N'insistons plus.

Ajoutons une remarque encore au sujet de l'assise épidermique dont les membranes externes des cellules polygonales plus petites que dans l'autre espèce congénère, permettent de relever un détail cytologique d'un intérêt plus général. Nous voulons dire le clivage facile en fibrilles radiales de cette membrane, *m''*, FIG. **37**, qui, après la disparition naturelle de la cuticule externe, laisse facilement s'isoler les éléments représentatifs de la striation radiale toujours manifeste, même dans ses homologues. Ce processus de désagrégation est de nature à jeter de la lumière sur leur véritable structure intime, comme aussi peut-être sur leur genèse.

### E. *Genre Argemone.*

Les graines d'*Argemone mexicana* nous fournissent à leur tour un spermoderme qui n'est ni moins classique dans sa structure générale, ni moins intéressant dans ses détails cytologiques.

L'ovule en est reproduit dans la FIG. **20**. On remarquera que la fonte qui voue le parenchyme nucellaire à une disparition rapide et presque complète en respecte l'épiderme. Même structure tégumentaire d'ailleurs que dans ses congénères.

La FIG. **21** permettra de se rendre compte une fois de plus de la distribution habituelle des tissus de la graine des *papavérées*, sur une coupe transversale de l'organe. Le raphé, *r*, ne porte pas de strophiole, comme on sait.

Quant aux détails cytologiques du spermoderme, la figure agrandie, **22**, les résume.

Des deux assises principales du tégument externe, *te*, l'assise *a* prend, dans la membrane extérieure de ses grandes cellules polygonales, des détails

de structure intime pareils à ceux déjà relevés dans ses homologues. On devra remarquer cependant que la striation radiale, due surtout aux petits canalicules étroitement coniques qui s'ouvrent vers l'intérieur de la cellule, trouve ici son expression la plus franche. Aussi ces canalicules sont-ils parfaitement visibles en section sur la vue de face des mêmes membranes, FIG. **26**. Ce serait un excellent objet pour l'étude plus approfondie de la genèse de cette intéressante particularité.

De plus, un réseau fort élégant de fibrilles cellulosiques entrecroisées, FIG. **22**, *y*, revêt les parois latérales ou radiales de ces mêmes cellules épidermiques.

Des cellules prismatiques et relativement étroites constituent l'assise *b*, qui traduit en outre d'une façon très réussie ses deux caractères propres : cristallisation d'oxalate calcique et remplissage cellulosique. Visibles dans le haut des cellules, sur tout le pourtour de l'organe, les cristaux, *oc*, s'observent aussi dans le bas des cellules, sur une plage plus ou moins étendue en dessous du raphé, où ce dépôt cristallin est toujours plus abondant dans tous les objets similaires. On rencontre en outre des cristaux de même nature et de fort petite taille qui sont restés comme égarés dans le corps des cellules au sein du feutre cellulosique spongieux qui en occupe toute l'étendue. Cette formation est ici particulièrement intéressante à cause de la finesse remarquable de sa texture. Elle résulte de fibrilles, ou prolongements cellulosiques, *pc*, très ténus, très rapprochés, rattachés perpendiculairement aux membranes primitives et anastomosés entre-eux en un réseau à mailles étroites, orientées, pour la plupart, transversalement au grand axe des cellules.

La FIG. **23** en reproduit l'aspect sur la coupe tranversale de quelques cellules, vers leur milieu. La coupe des mêmes cellules reproduite dans la FIG. **24**, les rencontre dans leur partie supérieure, que les cristaux occupent presque seuls. Il y en a toujours plusieurs dans chaque cellule et non pas un seul, comme l'affirme GODFRIN ; chose peu importante d'ailleurs.

Le tissu conjonctif, *d*, n'existe ici non plus que dans le raphé, FIG. **21**, dont le relief est dû tout autant à la présence de ce parenchyme qu'aux tissus conducteurs qu'il enveloppe. Ailleurs il n'est pas représenté, si ce n'est très accidentellement. Indépendamment de l'erreur d'observation de GODFRIN qui lui a fait attribuer à ce tissu une extension générale, sur une épaisseur de une ou deux assises, conformément à sa *figure* 14, *Pl. IV*, *b*, nous ne pouvons approuver cet auteur, pas plus que BRANDZA, dans l'idée de

voir dans ce fait, fût-il exact, un élément de transition entre la structure spermodermique de la plupart des *papavérées* et celle de l'*Eschscholtzia*, qu'ils tendent à déclarer difficilement réductibles. Quand on veut reconnaître le rapprochement naturel de ces spermodermes, établi par des caractères de tout premier ordre, on n'a que faire de l'appoint inutile de ce tissu dépourvu de toute valeur taxinomique.

A une étape moins avancée de son développement, FIG. **23**, le tégument interne du spermoderme montre ses trois assises bien constituées toutes trois dans leur trame cellulaire; mais aucune différentiation ne se traduit dans les deux assises externes $a'$ et $d'$.

Cette absence de différentiation laisse celles-ci sans défense vis-à-vis de la poussée centrifuge qu'excerce plus tard le développement de l'endosperme. Aussi s'écrasent-elles au point que la reconnaissance de leurs vestiges requiert plus tard une recherche toute spéciale, $a'+d'$, FIG. **22**. Cela explique pourquoi GODFRIN ne les signale aucunement dans sa *figure* 14, *Pl. IV*.

Ce qui s'explique moins, c'est que ce même auteur n'annexe pas ici au spermoderme l'assise épidermique du nucelle, comme il le fait dans ses figures pour les genres *Papaver*, *Chélidonium* et *Eschscholtzia*, où cet albumen nucellaire n'est ni plus ni moins constant que dans le genre *Argemone*, *aln*, FIG. **22**. C'est une inconséquence.

Inutile de faire remarquer que les mêmes cuticules $c'$ et $c''$ existent toujours entre les deux téguments et entre le spermoderme et l'amande.

### F. *Genre Sanguinaria.*

Nous voici déjà suffisamment familiarisé avec les traits essentiels de la structure spermodermique des *papavérées*, pour pouvoir la reconnaître dorénavant derrière les particularités individuelles qui peuvent la voiler.

La comparaison des deux FIG. **35** et **36**, PL. II, représentant l'état du spermoderme à deux étapes assez distancées du développement de la graine de *Sanguinaria canadensis*, nous permettra de saisir immédiatement la direction des changements que la différentiation y introduit et les caractères qui en résultent dans cette espèce.

L'assise épidermique, *a*, du tégument externe, *te*, formée de cellules tabulaires de grandeur médiocre, reproduit sur une plus petite échelle les caractères cytologiques déjà signalés ailleurs. La couche conjonctive, *d*, généralisée à toute la surface de la graine, voit son épaisseur relative se

réduire par suite de la poussée interne. L'assise interne, *b*, formée d'abord de petites cellules cubiques, dans lesquelles commence très tôt le dépôt d'oxalate calcique, prend plus tard un rapide développement radial et montre dans ses cellules prismatiques définitives les caractères ordinaires.

Les trois assises essentielles du tégument interne, *ti*, ne manifestent pas de profondes différentiations.

La couche épidermique, *e*, du nucelle, *nu*, grandit et se conserve sous la forme d'un albumen nucellaire, *aln*, mince. Une partie du parenchyme sous-jacent, *e'*, non entièrement résorbé, s'écrase dans ses membranes, après avoir perdu son protoplasme cellulaire. C'est immédiatement en dessous qu'apparaît l'albumen du sac embryonnaire, *alse*.

### G. *Genre Platystemon.*

La persistance du péricarpe autour de la graine de *Platystemon californicum*, explique le peu d'épaisseur de son spermoderme, FIG. **43**, et la faiblesse relative de ses éléments constitutifs, conformément à la loi générale de substitution physiologique des organes.

Des trois assises, *a*, *d*, *b*, du tégument externe, *te*, l'interne, *b*, quoique très peu développée radialement, manifeste néanmoins les deux caractères qui lui sont propres : feutre cellulosique développé seulement dans le bas des cellules et peu fourni; cristaux d'oxalate de chaux, placés côte à côte, FIG. **44**, en une seule couche, dans le haut des mêmes cellules.

Le tégument interne, *ti*, est normal, malgré son faible développement. Il comporte à l'extérieur les deux assises de fibres croisées habituelles, *a'* et *d'*; à l'intérieur une assise, *b'*, de cellules à parois minces et striées. Entre le spermoderme et l'albumen embryonnaire on retrouve des traces de la partie périphérique du nucelle.

### H, *Genre Hunnemannia.*

La FIG. **61** traduit les traits principaux du spermoderme de *Hunnemannia fumariæfolia*, à une étape de son développement assez éloignée encore de la maturité complète.

Le mauvais état de conservation des graines jeunes et desséchées que seules nous avons eues sous la main, ne nous a pas permis de reconnaître la série complète des phénomènes de différentiation qui s'y produisent, ni l'état définitif du spermoderme mûr.

La couche conjonctive, *d*, du tégument externe, *te*, s'étend sur tout l'organe; l'assise interne, *b*, montre un très joli cristal d'oxalate calcique dans chacune de ses cellules.

Le tégument interne, *ti*, est déjà réduit, après écrasement des deux assises externes, à l'assise interne, *b'*, qui manifestement persistera, vus les indices de différentiation qui s'y reconnaissent déjà.

En dessous, la couche épidermique du nucelle traduit les mêmes tendances à la conservation.

## I. *Genre Eschscholtzia.*

Le genre *Eschscholtzia* nous remet en face de particularités plus intéressantes de la structure spermodermique des *papavérées*.

L'ovule franchement anatrope, reproduit dans la FIG. **27**, PL. II, en provient. Il ne diffère de ceux que nous avons déjà figurés antérieurement que par la présence dans le tégument externe, *te*, du parenchyme conjonctif *d*.

La FIG. **29** reproduit une portion de la périphérie d'une coupe transversale dans une graine jeune, avec le contenu cellulaire des divers tissus.

L'assise épidermique, *a*, du tégument externe, *te*, manifeste déjà dans ses éléments cellulaires un développement radial très inégal, qui est encore loin de prendre fin, bien que la graine ait déjà ses dimensions définitives à peu près. Le travail de différentiation, qui ornera plus tard leurs membranes d'une façon fort élégante, n'a pas encore débuté.

Cet épiderme est parsemé de stomates, *st*, (vues faciale et transversale) dont l'existence est réclamée par l'épaisseur du parenchyme légèrement méatique, *d*, qui est en dessous et dont la vitalité se maintient longtemps.

L'assise interne, *b*, formée de cellules prismatiques peu élevées est déjà en possession de ses cristaux d'oxalate disséminés dans le protoplasme.

Dans le tégument interne, *ti*, séparé de l'externe par la cuticule *c'*, l'assise externe, *a'*, témoigne encore d'une grande vitalité par la densité du protoplasme dans ses cellules en train de se différentier en fibres longitudinales. L'assise médiane, *d'*, perd son protoplasme avant de s'être différentiée et conséquemment s'écrase progressivement. L'assise interne *b'* est déjà à peu près en possession de ses caractères définitifs.

En dessous, l'assise épidermique du nucelle recouverte de sa cuticule, *c''*, se montre gorgée de protoplasme assez riche en fécule. C'est un albumen nucellaire, *aln*, que n'exclut pas l'albumen embryonnaire, *alse*, sous-jacent.

La différentiation subséquente donne finalement à ces tissus l'aspect de la FIG. 30 reproduite, sous un plus fort grossissement, d'une partie de la coupe transversale de la graine, FIG. 28, dont l'inégal développement radial des cellules épidermiques paraît subordonné à la présence des stomates qui occupent naturellement toujours le fond des dépressions.

S'il est quelque chose qui puisse créer à cette intéressante espèce une place à part au milieu des *papavérées*, c'est bien la différentiation curieuse de l'assise épidermique, exclusivement propre à cette espèce, dans les limites de nos observations. A dire vrai, ces cellules ne sont autre chose que des cellules réticulées, qui doivent ce caractère, comme toujours, à l'épaississement très local de leur membrane secondaire. Mais on devra convenir, après l'examen des FIG. 30 à 32, qui s'y rapportent, que le dessin du réseau qui les décore est d'une grande originalité, et constitue un des plus beaux spécimens de cette formation.

Ce réseau particulièrement remarquable par son irrégularité, dont le jeu est très difficile à saisir, est reproduit, FIG. 30, sur les faces latérales des cellules; FIG. 31, sur leurs faces basales; FIG. 32, sur leurs faces apicales habituellement arrondies en coupole surbaissée.

Il va sans dire que cette formation interne, et représentative de la membrane secondaire des cellules, ne se traduit aucunement en relief à l'extérieur, comme le feraient croire les figures peu interprétatives de GODFRIN (*fig.* 11, *Pl. IV*) et de BRANDZA (*fig.* 6, *Pl.* 6), et qui ont le tort de se ressembler un peu trop, surtout dans leurs parties défectueuses.

L'assise, *b*, interne du tégument externe, formée de cellules sensiblement isodiamétrales, vues de côté, en place, FIG. 30, et de face, FIG. 33, présente les caractères habituels de cette couche. Les cristaux d'oxalate calcique n'y font pas plus défaut que dans ses homologues.

Est-ce parce que GODFRIN n'en figure pas, que BRANDZA affirme qu'il n'en existe pas? L'observation la plus superficielle des objets lui aurait plus appris que l'étude attentive des figures publiées par son devancier.

L'examen du tégument interne suggère forcément les mêmes réflexions.

Que GODFRIN, qui n'a étudié que le spermoderme mûr, ait encore une fois annexé ici l'albumen nucellaire au spermoderme, on peut se l'expliquer dans une certaine mesure par le défaut de critérium puisé dans l'étude histogénique de l'organe. BRANDZA, qui dit avoir fait cette étude et qui l'a néanmoins suivi dans cette erreur, est moins excusable.

En fait, le tégument interne ne comporte plus à la maturité que deux assises : l'externe, *a'*, formée de fibres, l'interne, *b'*, formée de cellules tabulaires striées, présentées de face, FIG. 34.

En dessous viennent les deux albumens : l'albumen nucellaire, *aln*, représenté généralement par une seule assise de cellules, et fourni d'enclaves amylacées; l'albumen embryonnaire, *alse*, très développé et gorgé d'enclaves albuminoïdes et huileuses.

### *J. Genres Hypecoum et Chiazospermum.*

L'ovule anatrope, mais concrescent par son raphé avec le placenta, de l'*Hypecoum procumbens*, FIG. 38, semble déjà, de ce chef, réclamer une place pour ce genre parmi les *papavérées*. Si l'on tient compte en outre de la structure de son spermoderme mûr, FIG. 40, il semble que cette place ne saurait lui être refusée. Cette exigence naît surtout du tégument interne, *ti*, qui présente l'exemple le plus achevé de conservation, après différentiation en fibres croisées, des deux assises cellulaires externes *a'* et *d'*; ce qui est le contre-pied de ce que nous avons vu se produire dans toutes les *fumariées* vraies que nous avons soumises à l'observation. Nulle part dans celles-ci nous n'avons rencontré, à la maturité de l'organe, ces deux assises, ni même seulement l'une d'elles, conservées après différentiation en fibres. Seule, comme nous le verrons bientôt, l'assise interne, *b'*, se conserve avec les caractères qu'elle revêt du reste aussi dans les *papavérées*. Sans doute, dans celles-ci, ces assises se sont montrées assujetties à ce point de vue à bien des variations; mais l'existence et l'étendue même de ces variations constituent un caractère. Dans les *fumariées*, l'écrasement constant de ces assises et leur disparition presque complète constitue un autre caractère.

Bref, eu égard à sa structure spermodermique nous tenons l'*Hypecoum* pour une *papavérée*.

La FIG. 41, vue de la face supérieure des cellules de l'assise *b'*, montre les stries plus délicates et discontinues, qui les ornent de ce côté; sur les autres faces les stries sont plus accusées.

Le tégument externe, *te*, séparé de l'interne par la cuticule *c'*, ne comporte, à quelque distance du raphé, que les deux assises essentielles *a* et *b*.

L'assise épidermique, *a*, est faible et exempte de différentiation. On aurait pour ainsi dire pu déduire à priori ce fait de la persistance de la graine au sein du fruit indéhiscent, qui se débite finalement en faux akènes. C'est une nouvelle application de la loi de substitution physiologique des organes.

L'assise interne, *b*, au contraire, est bien différentiée. On ne peut s'empêcher d'admirer ses beaux et volumineux cristaux d'oxalate de chaux, disposés dans chaque cellule sur de petits lits de mousse cellulosique.

L'albumen nucellaire, *aln*, est formé d'une assise de cellules plus grandes que partout ailleurs; leurs membranes latérales sont naturellement plissées par suite da la pression qu'elles subissent.

Le lecteur rattachera aisément cette structure définitive à celle d'un ovule en voie d'évolution et figuré partiellement d'après une coupe transversale, FIG, **39**, passant par son insertion sur le placenta et entreprenant en même temps une partie du péricarpe jeune, *pic*.

L'aspect, exactement reproduit, du contenu protoplasmatique des cellules du nucelle, *nu*, permet de pronostiquer dès lors la destinée bien différente de l'épiderme, *e*, et du tissu sous-jacent, *e'*, qui sera résorbé par l'extension du sac embryonnaire, *se*.

On ne manquera pas de remarquer la place occupée par les cuticules *c'* et *c''* et conséquemment la délimitation nette des divers tissus, tant tégumentaires que nucellaires.

L'erreur fondamentale de nos devanciers a eu pour cause principale la négligence de ces caractères.

Le *Chiazospermum lactylorum* est trop semblable à l'*Hypecoum*, au point de vue spermodermique, pour qu'il soit utile d'en faire ici l'analyse. Nous ne pourrions qu'entrer dans des redites inopportunes.

## II. Fumariées.

L'étude comparée des *papavérées* et des *fumariées* nous a convaincu que leurs spermodermes se rattachent à une souche commune comme deux rameaux divergents, à la naissance desquels la dualité des formes adoptées par l'ovule n'a pas été étrangère.

Nos devanciers ne semblent pas avoir soupçonné que cette parenté pût s'établir d'après les caractères spermodermiques.

De fait, les *fumariées* nous ont toujours montré des ovules campylotropes et cette forme s'accompagne toujours dans le spermoderme de caractères généraux de structure qui, tout en étant réductibles à ceux des *papavérées*, accusent néanmoins une organisation propre et s'accommodent de particularités cytologiques inconnues aux *papavérées*.

L'examen de quelques genres nous permettra d'appuyer ces vues générales, tout en nous donnant l'occasion de signaler au passage quelques exemples remarquables de différentiation cytologique.

## A. *Genre Fumaria.*

Ce n'est pas dans le genre *Fumaria* assurément que nous trouverons ces beautés. Le fruit indéhiscent bacciforme et ligneux de ces plantes doit à priori nous enlever toute illusion à cet égard.

L'ovule de *Fumaria officinalis*, reproduit en coupe longitudinale dans la FIG. 45, PL. II, est manifestement campylotrope. A part ce caractère morphologique, il cadre parfaitement avec ceux des *papavérées*. Entre eux l'homologie de structure est rigoureuse : même nucelle, *nu*, recouvert d'un épiderme distinct et cuticularisé; même tégument interne, *ti*, avec ses trois assises $a'$, $d'$, $b'$, dont les deux internes reconnaissent pour origine commune le clivage tangentiel de la seconde assise du tégument très jeune; même excentricité de l'exostome, *ex*, etc.

Tous ces éléments se retrouvent, agrandis, dans une graine jeune encore, mais déjà bien près d'avoir atteint sa taille définitive, FIG. 46. Indépendamment du tégument externe, *te*, dont le domaine est nettement délimité par les cuticules $c$ et $c'$ et qui ne subit aucune différentiation intéressante; indépendamment aussi du nucelle qui comporte, au-dessus de la partie périphérique de son parenchyme, $e'$, un épiderme distinct, $e$, et recouvert de sa cuticule propre, $c''$; on ne peut méconnaître l'existence des trois assises essentielles $a'$, $d'$, $b'$ dans le tégument interne, *ti*, quand on s'est réellement donné la peine de suivre les progrès de l'évolution histogénique de cet organe.

De ces trois assises la médiane, $d'$, est actuellement celle qui a la plus grande extension radiale, conformément à la loi générale déjà formulée à son sujet.

Plus tard les deux assises externes, $a'$ et $d'$, se dépouillant de leur protoplasme, s'écrasent totalement et laissent à la seule assise, $b'$, le soin de représenter le tégument interne dans le spermoderme mûr, FIG. 47.

Les cellules de cette assise montrent sur leur face interne un joli revêtement conforme à la FIG. 48 et analogue dans sa structure fibrillaire à un dépôt cireux.

Quant au nucelle, son épiderme, $e$, se conserve sous la forme d'un mince albumen nucellaire, *aln*, tandis que la partie non résorbée de son

parenchyme s'écrase à la suite de l'apparition de l'albumen embryonnaire, *alse*, de formation plus tardive.

La comparaison des FIG. **46** et **47**, entre lesquelles les éléments homologues sont reliés par des traits ponctués, permettra de saisir d'un seul coup d'œil toutes les modifications réalisées pendant les dernières périodes de la maturation de la graine.

Nous ne nous chargerons pas d'expliquer l'erreur totale de BRANDZA (1) sur ce sujet. Car il fait de l'assise unique conservée du tégument interne et de l'assise épidermique du nucelle les deux assises du tégument interne ovulaire conservé tel quel jusque dans la graine.

Une erreur similaire existe dans le travail de GODFRIN où les caractères histologiques sont du reste toujours négligés. Il en résulte comme une promiscuité regrettable entre tous les éléments qu'un premier coup d'œil rapide fait découvrir dans un spermoderme.

Dans sa *figure* 2, *Pl. V*, qui vise l'objet qui nous occupe, l'assise désignée par la lettre *d* ne peut être que l'albumen nucellaire; l'assise *c*, l'assise interne seule conservée de la secondine. Avec de pareilles données l'étude comparée est impossible.

## B. *Genre Corydalis.*

Le genre *Corydalis* nous fournira les éléments d'une étude complète du spermoderme des *fumariées* dont le fruit est déhiscent. Chez elles conséquemment, le rôle de protection du germe laissé au spermoderme nécessite dans cet organe une différentiation spéciale, que le cytologiste est toujours heureux de rencontrer.

C'est particulièrement dans l'épiderme que se concentre ici la différentiation; aussi y aura-t-il lieu de s'arrêter un moment à cette assise, après avoir reconnu les caractères généraux de structure du spermoderme.

Celle-ci est semblable dans son origine et dans son développement à celle des *Fumaria* étudiée tout à l'heure.

Qu'elle soit semblable dans son origine, l'ovule campylotrope de *Corydalis lutea*, reproduit FIG. **49**, le prouve, puisqu'il est formé d'éléments semblables et semblablement disposés; la comparaison facile à faire nous dispense d'insister.

(1) Loc. cit, p. 106.

Quelle soit semblable dans son développement, cela résultera spontanément du rapprochement des deux figures **50** et **51** empruntées au *Corydalis capnoïdes* à deux étapes distancées de l'évolution de la graine.

En raison des interprétations erronées, auxquelles il a donné lieu de la part de Godfrin et de Brandza, le tégument interne réclame le premier l'attention.

Dans la fig. **50**, les trois assises ovulaires $a'$, $d'$ et $b'$ de ce tégument, *ti*, existent encore, et la médiane, $d'$, manifeste le développement radial habituel. Mais si l'on examine la moitié gauche de la figure, où le protoplasme a été représenté tel qu'il existe, on ne manquera pas d'en inférer la disparition prochaine des deux assises externes qui en sont déjà presque entièrement dépouillées. C'est, de fait, ce qui se produit bientôt, et l'on ne trouve plus à l'étape suivante, fig. **51**, que l'assise interne, $b'$, seule représentative de la secondine, si l'on néglige les vestiges $a' + d'$ de ses congénères, difficiles d'ailleurs à remettre en lumière.

Cette assise est formée de cellules à parois striées, comme dans les *papavérées*.

Le nucelle, cause partielle aussi des erreurs évoquées plus haut, trahit une grande vitalité dans son assise épidermique, *e*, fig. **50** : on peut en inférer sa conservation et on la retrouve en effet transformée en albumen nucellaire, dans la fig **51**, *aln*.

Par la structure et la disposition des téguments ovulaires, par l'évolution de l'épiderme nucellaire, par le développement et la différentiation du tégument interne, la graine des *fumariées* montre sa parenté étroite avec celle des *papavérées*. Nous allons voir que le tégument externe affirme lui aussi cette étroite affinité.

Ici encore, nous trouvons en effet deux assises *a* et *b* sujettes à différentiation, et, entre elles, un parenchyme bouche-trou, qui n'a d'autre rôle que celui d'un tissu conjonctif dont l'épaisseur varie jusqu'à zéro, suivant les besoins. Nous devons n'en pas tenir compte.

Nous avons vu dans les *papavérées* l'assise interne, *b*, revêtir constamment un double caractère spécifique dû à une cristallisation d'oxalate de chaux et à une transformation sur place de protoplasme en un feutre cellulosique d'aspect variable. Le même fait se reproduit ici. Si non toujours et partout avec la même évidence et la même importance matérielle, du moins avec la même constance et avec la même valeur taxinomique.

La FIG. 53 en fournit un exemple. Cette figure empruntée à la partie la plus rapprochée de la chalaze, dans une coupe transversale de la graine pratiquée non loin du micropyle, montre une assise interne *b* du tégument externe, *te*, que l'on dirait appartenir à une *papavérée*. A partir de l'endroit figuré, cette assise est de moins en moins développée radialement et la différentiation caractéristique y est de plus en plus tardive ; mais il n'en est pas moins vrai qu'elle est susceptible de différentiation partout, et que la seule différentiation qui puisse s'y produire, c'est précisément celle à laquelle les *papavérées* empruntent leur trait de famille le plus caractéristique.

Donc, de ce chef encore, les *fumariées* doivent être reconnues comme parentes des *papavérées*.

La même conséquence résultera manifestement de l'examen de la FIG. 56, reproduite d'une coupe transversale de la graine en voie d'évolution de *Corydalis solida*, alors que les trois assises essentielles, *a'*, *d'* et *b'*, du tégument interne, *ti*, s'imposent encore à l'observateur le moins attentif.

On remarquera aussi l'assise interne, *b*, du tégument externe, *te*, où la différentiation en train de se produire dans toute l'étendue de cette assise, se traduit, sur la vue de face des cellules, conformément à la FIG. 57, dans laquelle on pourra reconnaître des cristaux clairsemés au sein d'un feutre cellulosique peu dense.

Enfin, on pourra tirer le même parti de la FIG. 54 empruntée au *Corydalis lutea*, au moment où les deux assises *a'* et *d'* de la secondine commencent à s'infléchir sous la pression. Dans cette espèce la différentiation de l'assise *b* du tégument externe est plus tardive.

Si à ces multiples caractères nous ajoutons la présence des cuticules *c'* et *c''* dont la valeur interprétative est si grande, nous aurons résumé tout ce qu'il faut pour faire naître, au sujet de l'intelligence de la structure spermodermique des *fumariées*, une conviction dûment étayée sur les faits.

Nous avons laissé jusqu'ici l'assise épidermique à l'écart pour deux raisons. La première c'est que la différentiation qui s'y produit constitue le caractère véritablement spécifique des *fumariées* ; la seconde c'est que cette différentiation mérite une attention spéciale au point de vue cytologique.

L'importance tant matérielle que physiologique de cette assise sautera aux yeux de quiconque examinera la FIG. 52, reproduction d'une coupe transversale de la graine mûre de *Corydalis capnoïdes* passant par le corps de l'organe et par la base du funicule coiffé de la strophiole, *str*. La discontinuité de la coupe s'explique aisément si l'on se rappelle l'incurvation de la graine issue d'un ovule recourbé.

Dans cette belle espèce, les cellules épidermiques relevées en dôme à l'extérieur, montrent d'abord, FIG. **50**, à gauche, un protoplasme abondant, *pr*, riche en fécule, *f*, au sein duquel se trouve, vers le bas, un joli noyau de grande dimension. Ce protoplasme ne tarde pas à se condenser contre la face externe et, bientôt après, si l'on fait agir l'eau de javelle de manière à éliminer toute trace du protoplasme, comme dans la cellule qui est à droite de la figure, on peut se convaincre que la différentiation a débuté par l'établissement, contre la face externe, d'un revêtement cellulosique dont la structure fibrillaire, *pc*, est trop semblable à celle du protoplasme préexistant pour qu'on puisse y voir autre chose qu'une transformation sur place de ce même protoplasme, suivant un processus analogue à celui au sujet duquel nous avons formulé des hypothèses précédemment(1). Comme l'étude de ce processus est plutôt du ressort de la microchimie que de l'histologie, nous la réservons.

La suite de la différentiation s'explique d'elle-même. Ce revêtement s'étend de proche en proche aux dépens du protoplasme et les pseudo-membranes ainsi formées se montrent bientôt sous l'aspect de la figure **51**, qui est presque définitif.

On ne saurait nier l'analogie frappante de ces formations avec celles qui se produisent toujours à quelque degré dans l'assise interne, *b*, de la primine de toutes les *papavéracées*. Avec celles que nous avons décrites dans un travail antérieur(2), chez les *portulacées* et les *silanées*, l'identité est indiscutable. Il y a là matière à une étude comparée à laquelle nous comptons nous livrer et d'où pourraient résulter peut-être quelques éclaircissements sur la genèse des membranes végétales. Sans doute ces membranes sont bien loin du type classique des membranes à structure lamellaire; mais leur singularité même leur est un titre de plus à l'attention du cytologiste.

On trouvera, dans les FIG. **54** et **56**, deux autres exemples de la même formation, qui peuvent se passer de toute autre explication. Dans la FIG. **56** le travail est un peu plus grossier; dans la FIG. **54** il est plus fin. L'enlèvement du protoplasme dans l'une des deux cellules de chacune de ces figures permet d'apprécier les progrès de la différentiation.

Enfin la FIG. **55** traduit l'aspect de cette curieuse structure sur la coupe tangentielle optique des mêmes cellules dans le *corydalis lutea*.

(1) Page 393.

(2) *Les téguments séminaux des cyclospermées* La Cellule, 1890

### C. *Genre Adlumia.*

Nous sommes bien près de la fin de notre exposé ; car s'il est vrai que nous sommes loin d'avoir épuisé toute la série des *fumariées*, il n'est pas moins certain que nous avons exposé les caractères du plus grand nombre, par la double analyse des genres *Fumaria* et *Corydalis*, à laquelle nous venons de nous livrer.

Quelques mots suffiront pour établir le bien fondé de cette assertion.

C'est en vain, en effet, qu'on chercherait une différence spécifique de quelque importance entre le genre *Adlumia* et le genre *Corydalis*. Les deux FIG. **58** et **59**BIS, qui marquent la direction des changements subis par les téguments séminaux pendant l'évolution de la graine de *Adlumia cirrhosa* en sont une preuve suffisante. Il n'est pas jusqu'à la différentiation de l'assise épidermique qui ne soit parfaitement modelée sur celle des *Corydalis*. Ce sont les mêmes fibrilles cellulosiques anastomosées, *pc*; qui constituent comme une momification progressive du protoplasme et dont le développement ne prend fin qu'après épuisement total du substratum, lors des derniers stades de la maturation de la graine.

### D. *Genre Cysticapnos.*

Cette momification complète du protoplasme est aussi le résultat final de la différentiation épidermique dans le spermoderme de *Cysticapnos africana*, exactement semblable d'ailleurs dans sa structure avec celui du genre *Corydalis*.

La FIG. **59** en est un exemple. On ne manquera pas de remarquer l'importance physiologique de cette formation qui fait de l'assise épidermique un système de protection des plus efficace pour le germe, surtout si l'on tient compte des substances incrustantes et colorantes qui communiquent à la trame cellulosique un surcroît d'inaltérabilité.

### E. *Genre Dicentra.*

La structure tégumentaire de l'ovule de *Dicentra spectabilis*, reproduite FIG. **60**, semble aussi faire présager que le spermoderme suivra, dans son évolution et dans ses différentiations, la voie tracée par ses congénères. A défaut de graines mûres, nous n'avons pas pu nous en assurer.

## CONCLUSIONS.

Nous dégageons des considérations générales formulées à titre de conclusions anticipées dans nos préliminaires l'expression succincte de quelques propositions qui les résument :

I. Les téguments séminaux des *papavéracées*, tant des *papavérées* que des *fumariées* se rattachent à un même type spermodermique.

II. La constitution tégumentaire de l'ovule est identique dans les deux tribus.

III. L'évolution spermodermique y suit une voie analogue.

IV. La différentiation caractéristique de plusieurs assises cellulaires y est essentiellement la même.

V. L'homologie la plus parfaite existe entre tous les éléments constitutifs.

VI. Les divergences les plus profondes dans la structure definitive sont corrélatives de la forme de l'ovule.

VII. La note différentielle des deux tribus gît dans l'épiderme.

VIII. L'albumen double de l'amande est identique par sa structure, son origine et la nature de ses enclaves dans toutes les *papavéracées*.

# EXPLICATION DES FIGURES.

Dans le but de rendre les figures plus aisément comparables, nous nous sommes astreint à reproduire les objets similaires sous le même grossissement : Les ovules, grossiss. obj. D, oc. 1, Zeiss. — Les coupes de graines, grossiss. obj. A, oc. 1, Zeiss. — Les détails du spermoderme, grossiss. obj. D, oc. 2, Zeiss.

## PLANCHE I.

FIG. **1**. Schéma général de la structure histologique du spermoderme des *papavéracées*, *spd*. *te*, tégument externe avec ses deux assises essentielles *a* et *b* et la couche conjonctive *d*, inconstante et accessoire. *ti*, tégument interne avec ses trois assises essentielles *a'*, *d'*, *b'*, dont les deux internes dérivent de la subdivision tangentielle d'une seule assise primitive. *alb*, albumen double : *aln*, assise épidermique du nucelle transformée en albumen nucellaire; *alse*, albumen issu du sac embryonnaire. *c*, cuticule externe; *c'*, cuticule séparatrice des deux téguments; *c''*, cuticule limite de l'albumen nucellaire.

N. B. Ces désignations générales ayant été constamment affectées aux mêmes éléments dans les cas particuliers, nous nous dispenserons d'en rappeler chaque fois la signification.

FIG. **2**. *Papaver Rheas*. Coupe longitudinale optique de l'ovule très jeune, alors que le tégument interne, *ti*, n'est encore formé que de deux assises cellulaires *a'* et *b'*. *nu*, nucelle.

FIG. **3**. Idem. Coupe longitudinale d'un ovule un peu plus âgé, au moment de la subdivision tangentielle de l'assise interne *b'* de la secondine, *ti*, en deux autres assises, *d'* et *b'*. *en*, endostome; *ex*, exostome.

FIG. **4**. Idem. Coupe longitudinale de l'ovule plus âgé encore au moment de la fécondation. *se*, sac embryonnaire. Autres désignations comme ci-dessus.

FIG. **5**. Idem. Coupe transversale de la graine mûre, abstraction faite de tout contenu cellulaire. *spd*, spermoderme; *aln*, albumen nucellaire; *alse*, albumen du sac embryonnaire.

FIG **6**. Idem. Partie plus grossie d'une section transversale du spermoderme. Pour les désignations, voir FIG. **1**.

FIG. **7**. Idem. Vue de face de quelques cellules de l'assise *b*, interne du tégument externe. *oc*, cristaux très petits ou granules d'oxalate de chaux.

FIG. **8**. Idem. Aspect extérieur de la membrane externe des cellules épidermiques à contours ondulés.

FIG. **9**. *Chelidonium majus*. Coupe longitudinale de l'ovule, vers le moment de la fécondation. *ti*, tégument interne; *en*, endostome. *te*, tégument externe; *ex*, exostome. *se*, sac embryonnaire. *r*, raphé; *str*, strophiole.

FIG. **10**. Idem. Coupe transversale de la graine mûre, vers son milieu. Pour des raisons de clarté et de difficulté technique, nous nous sommes abstenu d'in-

troduire par la gravure dans l'assise interne de la primine les détails de structure qui la caractérisent. *str*, strophiole.

FIG. **11**. Idem. Détails de la structure et de la différentiation du spermoderme, en coupe transversale de l'organe mûr. *m''*, membrane secondaire fortement épaissie, du côté externe, des cellules épidermiques. *cvc*, cavité cellulaire des mêmes cellules, abstraction faite du protoplasme durci qui y persiste jusqu'après maturité complète. *pc*, feutre cellulosique remplissant les cellules de l'assise *b*. *oc*, cristaux.

FIG. **12**. Idem. Portion d'une coupe transversale du spermoderme jeune en voie d'évolution. *e*, épiderme du nucelle, *nu*.

FIG. **13**. *Glaucium flavum*. Coupe longitudinale optique de l'ovule. *r*, raphé.

FIG. **14**. Idem. Portion d'une coupe transversale du spermoderme mûr, avec ses détails de structure et de différentiation. *ci*, cuticule interne de la membrane externe des cellules épidermiques. L'assise de fibres longitudinales *a'* est peu développée: l'assise *d'* est presque entièrement écrasée.

FIG. **15**. Idem. Coupe tangentielle de quelques cellules de l'assise *b*, interne de la primine. *oc*, cristaux d'oxalate calcique.

FIG. **16**. Idem. Vue de face des cellules à membranes striées de l'assise interne *b'* de la secondine.

FIG. **17**. *Bocconia Cordata*. Coupe longitudinale de l'ovule. Mêmes désignations.

FIG. **18**. Idem. Coupe transversale de la graine mûre vers son milieu. *r*, raphé; *str*, strophiole. Pour les raisons indiquées FIG. **10**, les détails de différentiation de l'assise *b* interne de la primine n'ont pas été figurés.

FIG. **19**. Portion plus grossie et plus détaillée de la périphérie de la coupe précédente. *pc*, feutre cellulosique très fin et très dense de l'assise *b*. Dans la secondine *ti*, l'assise *d'* est entièrement écrasée et difficilement reconnaissable. Mêmes désignations générales que dans la FIG. **1**.

FIG. **20**. *Argemone mexicana*. Coupe longitudinale de l'ovule. La résorption du nucelle, *nu*, par le sac embryonnaire, *se*, est déjà fort avancée.

FIG. **21**. Idem. Coupe transversale de graine, vers son milieu, abstraction faite de tout contenu cellulaire et des détails de différentiation du tégument externe. *r*, raphé avec les tissus conducteurs.

FIG. **22**. Idem. Détails du spermoderme mûr sur une partie plus grossie de la coupe précédente. *m''*, membrane secondaire des cellules épidermiques du côté externe. *y*, aspect des stries sur les parois latérales des mêmes cellules. Les deux assises externes, $a' + d'$, de la secondine sont entièrement écrasées.

FIG. **23**. Idem. Étape moins avancée du développement spermodermique, avant l'écrasement complet des deux assises externes, *a'* et *d'*, de la secondine.

FIG. **24**. Idem. Coupe tangentielle de quelques cellules de l'assise *b*, interne de la primine, vers leur limite supérieure, où sont surtout localisés les cristaux *oc*.

FIG. **25**. Idem. Coupe tangentielle de quelques cellules de la même assise, vers leur milieu. *pc*, fibrilles constitutives du feutre cellulosique.

FIG. **26**. Idem. Vue de face et extérieure d'une partie d'une des grandes cellules polygonales de l'épiderme.

## PLANCHE II.

FIG. **27**. *Eschscholtzia californica*. Coupe longitudinale de l'ovule. *fn*, funicule. Autres désignations comme plus haut.

FIG. **28**. Idem. Coupe transversale de la graine mûre, abstraction faite du contenu cellulaire et de certains détails de différentiation. *r*, raphé.

FIG. **29**. Idem. Étape relativement jeune encore du développement spermodermique; coupe transversale. *st*, stomate en coupe et de face. Pour les autres lettres, voir la FIG. **1**.

FIG. **30**. Idem. Détails du spermoderme définitivement constitué. L'assise *d'* de la secondine est fortement réduite par compression.

Le réticulum représentatif de la membrane secondaire des cellules épidermiques est figuré sur les faces latérales de celles-ci.

FIG. **31**. Idem. Aspect du même réticulum sur les faces basales des mêmes cellules.

FIG. **32**. Idem. Aspect du même réticulum sous la coupole extérieure des mêmes éléments.

FIG. **33**. Idem. Section tangentielle de quelques cellules de l'assise *b* du tégument externe. *pc*, feutre cellulosique; *oc* cristaux d'oxalate calcique.

PIG. **34**. Idem. Vue de face des cellules à parois striées de l'assise interne, *b'*, de la secondine.

FIG. **35**. *Sanguinaria canadensis*. Détails, en section transversale, de la structure spermodermique, dans une graine en voie de développement. Désignations habituelles.

FIG. **36**. Idem. Étape moins avancée. *nu*, nucelle; *e*, son épiderme; *e'*, parenchyme sous épidermique. Les traits reliant cette figure à la précédente montrent la marche des transformations subies par les divers éléments.

FIG. **37**. *Bocconia frutescens*. Portion d'une coupe transversale du spermoderme mûr, avec les détails de la différentiation des divers éléments constitutifs de l'organe. *m''*, membrane secondaire des cellules épidermiques facile à désagréger dans certaines circonstances en fibrilles radiales. Désignations ordinaires.

FIG. **38**. *Hypecoum procumbens*. Section longitudinale de l'ovule anatrope, mais concrescent par son raphé avec le placenta.

FIG. **39**. Idem. Portion d'une coupe transversale de la graine très-jeune passant par son insertion sur le péricarpe, *pic*. Désignations habituelles pour les éléments constitutifs des deux téguments. *e* et *e'*, épiderme et tissu sous-épidermique du nucelle, *nu*. *se*, sac embryonnaire.

FIG. **40**. Idem. Détails du spermoderme mûr, en section transversale.

FIG. **41**. Idem. Vue de face des cellules de l'assise interne, *b'*, de la secondine.

FIG. **42**. Idem. Vue de face des cellules de l'assise interne, *b*, de la primine. *pc*, feutre cellulosique; *oc*, cristaux volumineux d'oxalate de chaux.

FIG. **42**. *Platystemon californicum*. Détails du spermoderme mûr, en section transversale.

FIG. **44**. Idem. Vue de face des cellules de l'assise *b* du tégument externe. *oc*, cristaux.

FIG. **45**. *Fumaria officinalis*. Coupe longitudinale de l'ovule, vers le moment de la fécondation. Désignations habituelles.

FIG. **46**. Idem. Section transversale du spermoderme en voie de développement. *e*, épiderme nucellaire; *e'*, parenchyme sous-jacent.

FIG. **47**. Idem. Constitution definitive du spermoderme mûr; coupe transversale. Des traits relient les mêmes éléments dans cette figure et la précédente.

FIG. **48**. Idem. Vue de face du revêtement interne de la face inférieure des cellules de l'assise, *b'*, seule conservée de la secondine.

FIG. **49**. *Corydalis lutea*. Coupe longitudinale de l'ovule compylotrope, au même âge que les précédents. *fn*, funicule.

FIG. **50**. *Corydalis capnoïdes*. Détails de structure histologique et de constitution cellulaire du spermoderme en voie de développement dans une graine encore jeune. A gauche le protoplasme est conservé; a droite il a été enlevé par l'eau de javelle. *pc*, premier revêtement du feutre cellulosique contre la paroi externe. *pr*, protoplasme; *f*, fécule; *n*, noyau. Autres désignations comme plus haut.

FIG. **51**. Idem. Détails du spermoderme à peu près mûr. Coupe transversale.

FIG. **52**. Idem. Section transversale de la graine passant par le corps de l'organe et par le voisinage du hile, de manière à rencontrer la base de la strophiole *str*.

FIG. **53**. Idem. Détails de la partie interne du spermoderme, au voisinage de la chalaze, où l'assie *b* interne de la primine présente son plus grand développement radial. Section transversale. Désignations ordinaires.

FIG. **54**. *Corydalis lutea*. Détails du spermoderme, en section transversale, dans une graine incomplétement mûre. Le protoplasme a été figuré dans l'une des deux cellules épidermiques, éliminé dans l'autre.

FIG. **55**. Idem. Vue de face d'une cellule épidermique, avec l'aspect du feutre cellulosique en section tangentielle.

FIG. **56**. *Corydalis solida*. Détails du spermoderme incomplétement mûr, en section transversale. Particularités analogues à celles de la FIG. **54**.

FIG. **57**. Idem. Vue de face de quelques cellules de l'assise *b* du tégument externe, après différentiation. *pc*, feutre cellulosique grossier; *oc*, cristaux.

FIG. **58** et **58**$^{bis}$. *Adlumia cirrhosa*. Deux étapes successives du spermoderme en voie d'évolution. Structure histologique et différentiation. Coupes transversales. Des traits rattachent les éléments de même nature. Désignations ordinaires.

FIG. **59**. *Cysticapnos africana* Coupe transversale du spermoderme mûr, débarrassé de tout ce qui est soluble dans l'eau de javelle.

FIG. **60**. *Dicentra spectabilis*. Coupe transversale des téguments ovulaires dans une graine très jeune. Mêmes désignations.

FIG. **61**. *Hunnemannia fumariæfolia*. Partie d'une section transversale du spermoderme dans une graine incomplétement mûre.

# TABLE DES MATIÈRES.


Introduction . . . . . 377
Préliminaires . . . . . 380
§ 1. Structure primitive de l'ovule . . . . . 380
§ 2. Développement ultérieur de l'ovule . . . . . 382
§ 3. Constitution définitive de la graine . . . . . 384
Observations . . . . . 386


## I. Papavérées.


A. Genre Papaver et autres similaires : Rœmeria, Meconopsis . . . 386
B. Genre Chelidonium . . . . . 389
C. Genre Glaucium . . . . . 391
D. Genre Bocconia . . . . . 392
E. Genre Argemone . . . . . 394
F. Genre Sanguinaria . . . . . 396
G. Genre Platystemon . . . . . 397
H. Genre Hunnemannia . . . . . 397
I. Genre Eschscholtzia. . . . . 398
J. Genres Hypecoum et Chiazospermum. . . . . 400

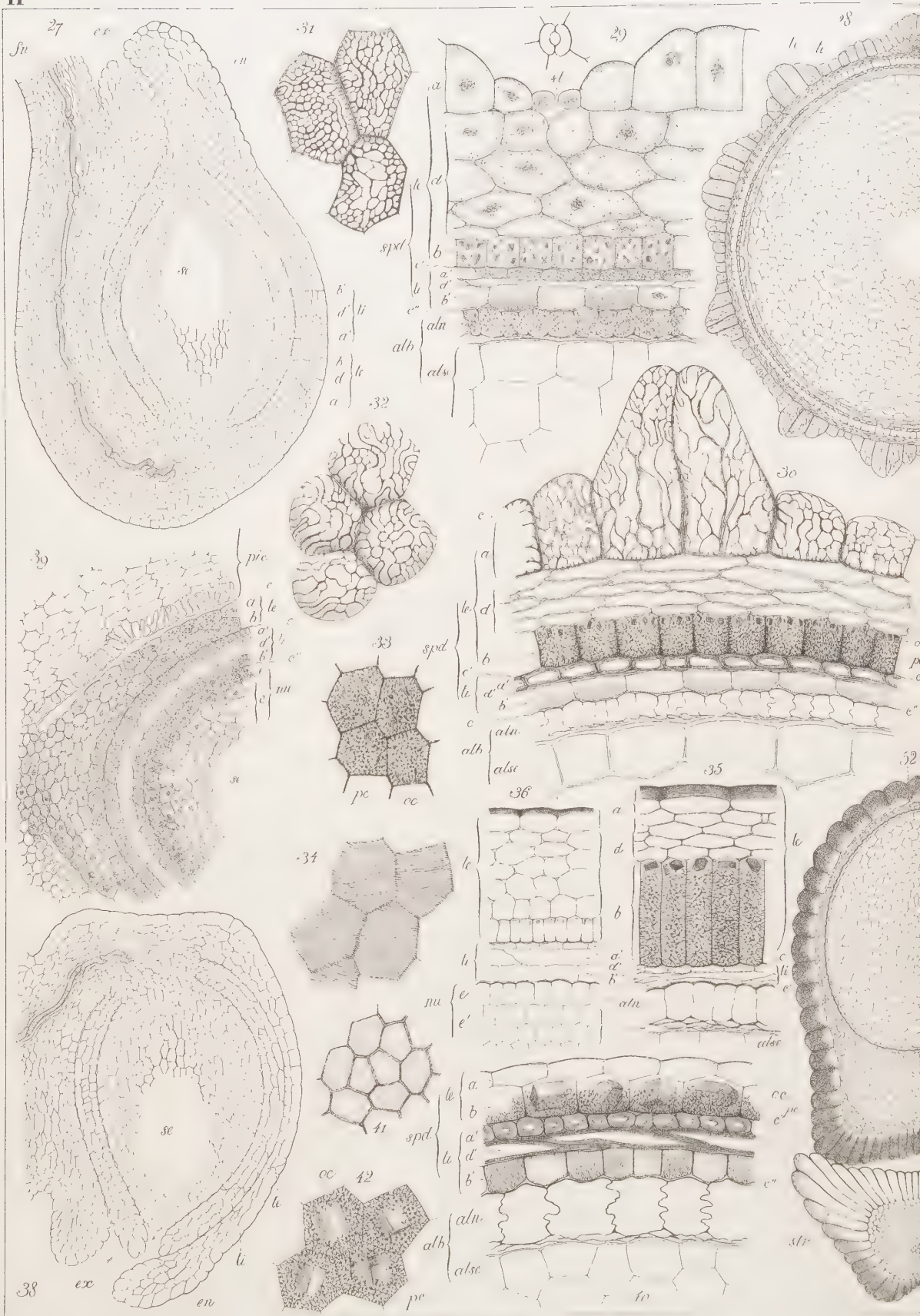

## II. Fumariées.


A. Genre Fumaria . . . . . 402
B. Genre Corydalis . . . . . 403
C. Genre Adlumia . . . . . 407
D. Genre Cysticapnos . . . . . 407
E. Genre Dicentra . . . . . 407
Conclusions . . . . . 408
Explication des figures . . . . . 409

I

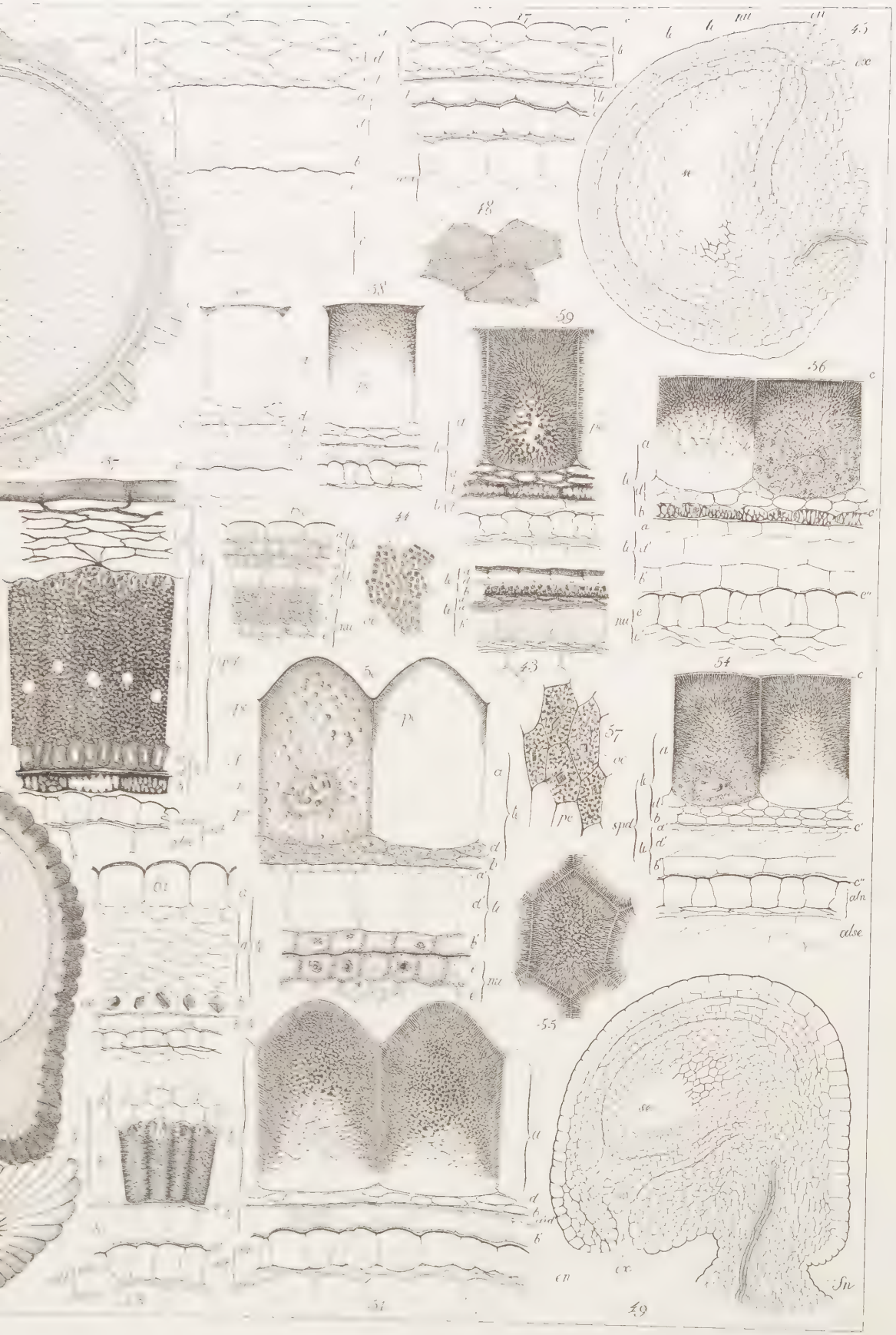
A. Meunier ad nat. del. et sculp.

6
7
8
17
19
20
22
23
24
25
18




A. Meunier ad nat. del. et sculp.

Lith. Dumont Lor



# RECHERCHES

SUR

## L'APPAREIL GÉNITAL FEMELLE

DE QUELQUES

# BATRACIENS INDIGÈNES

PAR

le Dr Hector LEBRUN

Mémoire agréé par le Jury
pour la collation des Bourses de Voyage du Gouvernement.

(*Déposé le* 10 *décembre* 1891.)

# RECHERCHES SUR L'APPAREIL GÉNITAL FEMELLE

DE QUELQUES

# Batraciens indigènes.

## INTRODUCTION.

Peu d'objets ont attiré autant l'attention des observateurs que les phénomènes de la reproduction des batraciens. Aussi la littérature sur cette matière est-elle fort étendue et, si l'on y comprend toutes les publications, mémoires volumineux ou simples notes perdues dans les revues qui ont trait à l'anatomie, à l'histologie ou à la physiologie de leurs organes génitaux, on peut dire qu'elle est immense.

La lecture des auteurs nous ayant fait discerner bientôt, au milieu de nos observations, certains faits nouveaux et dignes de remarque, nous nous sommes décidé à poursuivre d'une façon sérieuse nos investigations sur la structure et le fonctionnement de ces organes. Aujourd'hui nous croyons faire chose utile en publiant, non pas simplement les données nouvelles qui résultent de ces recherches, mais une étude suivie de l'appareil femelle de nos espèces indigènes.

Le lecteur y trouvera donc exposés, à côté d'observations qui nous sont personnelles, certains faits que nous ne présentons pas comme nouveaux, mais que nous nous sommes efforcé d'étudier avec plus de suite, de décrire et de représenter avec plus de précision et de détails que nos savants devanciers.

## MÉTHODES.

Ainsi qu'on le verra dans le courant de ce mémoire, nous avons étudié des organes assez divers pour nécessiter des méthodes variées.

La simple dissection et la dissociation nous ont rendu beaucoup de services; mais c'est à la méthode des coupes que nous devons les observations les plus précises.

L'étude de l'oviducte surtout nous a opposé d'assez sérieuses difficultés pratiques.

Aussitôt après la dissection, une partie de l'oviducte était examinée à frais, dissociée sur porte-objets, ou bien dans le sérum. Pour fixer les objets ainsi préparés, l'acide osmique et de préférence l'alcool sulfureux en vapeur nous ont donné les meilleurs résultats. Comme colorant le vert de méthyle nous a bien réussi. Les oviductes de triton sont très faciles à dissocier; il suffit de les étaler, après les avoir fendus au moyen d'un fin scalpel, et de racler légèrement la surface pour obtenir une belle dissociation des cellules épithéliales. Les oviductes de crapaud et de grenouille sont beaucoup plus difficiles, parce que les tubules sont tous enchevêtrés et retenus par la tunique conjonctive. L'alcool permet cependant de les dissocier, après trois jours d'action; mais le moyen le plus rapide est un mélange d'une solution de chlorate de potasse et d'acide nitrique, à parties égales; il n'y a guère de tissus épithéliaux qui résistent à ce traitement. Pour les matériaux à conserver, nous avons employé comme fixateur le sublimé corrosif, suivant la formule de Gilson.

Les oviductes vidés d'enclaves se laissent très bien imprégner et couper dans la paraffine, mais ils deviennent de plus en plus revêches à mesure qu'ils grossissent, c'est-à-dire qu'ils se gorgent de mucine.

Ce qui est encore plus difficile à imprégner, se sont les oviductes contenant des œufs chargés d'albumine. On se trouve en effet en présence de trois éléments de consistance différente, se durcissant tous comme de la pierre dans l'alcool absolu. Voici la méthode qui nous a le mieux réussi.

On déshydrate à l'alcool absolu jusqu'à ce que l'objet soit devenu d'un blanc mat, on le plonge dans un mélange d'alcool absolu et de chloroforme, à parties égales; l'objet surnage, mais au bout de 10–15 minutes environ, il descend au fond; alors il est à peu près bien imprégné du mélange.

On l'y laisse encore cinq minutes, puis on le porte dans le chloroforme, où on le laisse au minimum une heure. Au bout de ce temps, il a perdu sa couleur blanche et s'est notablement éclairci. Ensuite on passe directement à la paraffine.

Comme colorants, nous avons fait usage des carmins : aluné, picro-aluné, alcoolique de Mayer, et de l'hématoxyline mélangée d'un peu de fuchsine.

La vésuvine comme colorant protoplasmatique est excellente.

## DIVISION.

Nous adoptons dans l'exposé de nos observations le plan reproduit dans le tableau suivant :

- ANATOMIE
  - OVAIRE
  - OVIDUCTE
    - *Rana temporaria*
      - A Portion supérieure.
      - B » moyenne.
      - C » inférieure.
      - D Rapports.
    - *Bufo vulgaris*
      - A Portion supérieure.
      - B » moyenne.
      - C » inférieure.
      - D Rapports.
    - *Triton punctatus*
      - A Portion supérieure.
      - B » moyenne.
      - C » inférieure.
      - D Rapports.
    - *Alytes obstetricans.*
- HISTOLOGIE DE L'OVIDUCTE
  - *Rana temporaria*
    - A Portion supérieure.
    - B Portion moyenne.
      - Sillons.
      - Bourrelets.
      - Tubes.
      - Études des cellules
    - C Portion inférieure.
  - *Bufo vulgaris.*
  - *Triton punctatus*
    - A Portion supérieure.
    - B Portion moyenne.
      - Partie supérieure.
      - » moyenne.
      - » inférieure.
    - C Portion inférieure.
  - *Alytes obstetricans*
    - A Portion supérieure.
    - B Portion moyenne.
      - Partie supérieure.
      - » moyenne.
      - » inférieure.
    - C Portion inférieure.
- PHYSIOLOGIE
  - *Rana temporaria*
    - Chute des œufs.
    - Cheminement des œufs dans le
      - Péritoine.
      - Oviducte.
    - Modifications
      - des Parois
        - Bandes motrices.
        - » sécrétantes.
      - des Œufs.
      - du Secretum.
  - *Bufo vulgaris.*
  - *Alytes obstetricans.*
  - *Triton punctatus.*

ÉTAT DES ORGANES APRÈS LA PONTE.

## I.

## ANATOMIE.

### Ovaire.

Cet organe est trop connu pour que nous jugions utile de décrire en détail sa forme, sa position et ses rapports.

Tout étudiant en zoologie a vu les ovaires de la grenouille sous la forme de deux masses irrégulières fixées à la paroi dorsale de la cavité abdominale, à droite et à gauche du tube digestif. Chacun sait que leur aspect varie fort suivant l'âge de l'individu et l'époque de l'année. Chez les très jeunes grenouilles, crapauds, ou tritons, ils sont d'abord assez petits pour qu'on éprouve quelque peine à les découvrir.

Plus tard ils s'accroissent rapidement et prennent en même temps une couleur jaune grisâtre; enfin on y voit apparaître les œufs destinés à la première ponte sous forme de petites masses pigmentées.

Chez les grenouilles âgées de plus d'un an, les ovaires, à l'époque des amours, farcis de gros œufs, prennent un volume énorme et une coloration noirâtre. Ils repoussent tous les organes voisins à tel point que, à l'approche de la ponte, il est facile de distinguer à première vue les femelles d'avec les mâles.

Les œufs arrivés à maturité présentent un aspect variable suivant les espèces.

Chez le *Triton punctatus*, ils ont une coloration brune sur l'hémisphère supérieur et jaune clair sur l'autre moitié.

Chez le *cristatus* les œufs sont d'un jaune safran et ne prennent jamais de pigment.

Dans les grenouilles, ils sont noirs à l'hémisphère supérieur et blanchâtres à l'inférieur.

Chez les *Bufo*, ils sont tout noirs; enfin chez l'*Alytes obstetricans*, ils sont d'un jeune clair uniforme.

Il y a un rapport constant et facile à comprendre entre le degré de pigmentation de l'œuf et celle du têtard; ainsi les têtards des crapauds sont plus noirs que ceux des grenouilles; ceux des tritons sont faiblement pigmentés et ceux de l'*Alytes* le sont moins encore au début.

On peut remarquer aussi que les espèces qui pondent dès les premiers jours du printemps ont en général les œufs les plus pigmentés (*Bufo*, *Rana temporaria*). Les espèces qui pondent au commencement de l'été ne le sont pas du tout, ou du moins très peu (*Triton cristatus*, *Alytes obstetricans*, *Rana esculenta*, *Triton punctatus*). On serait tenté de croire que la quantité de pigment est en rapport avec la quantité de calorique nécessaire au développement.

Toutes ces particularités ont été décrites et sont bien connues. Un fait moins bien connu c'est que l'ovaire n'est pas un organe massif comparable jusqu'à un certain point avec l'ovaire des mammifères.

Il apparaît primitivement sous la forme d'un bourgeon compact et ce n'est que plus tard qu'il revêt la forme vésiculaire.

L'épaisseur de sa paroi est faible, et c'est dans cette mince paroi conjonctivale que se trouvent les œufs.

Un moyen très simple et commode de démontrer l'existence de la cavité ovarique, consiste à insuffler l'organe avec un fin tube de verre très effilé, dont on enfonce la pointe à travers la paroi. Si l'opération est bien menée, on peut retirer le tube sans que l'air s'échappe.

On constate ainsi facilement que l'ovaire des urodèles ne comprend qu'un seul sac; celui des anoures, au contraire, est pluriloculaire.

Swammerdam, Von Wittich (1), Rathke (2) ont déjà signalé cette disposition, mais ce dernier soutient que le sac ovarique s'ouvre dans la cavité péritonéale, contrairement à ce qu'avait prétendu Rathke, par un seul orifice qui se formerait au moment de la chute des œufs, orifice dont Von Wittich nie l'existence.

Spengel (3), Ecker (4), Wiedersheim (5) attribuent à chaque ovaire jusqu'à quinze poches indépendantes et correspondant aux replis conjonctifs qu'on voit sur l'ovaire non insufflé.

Nous avons mis en relief, dans la fig. 1, la structure vésiculaire de l'ovaire et sa division en lobes. Nous n'avons jamais pu obtenir ni chez la grenouille, ni chez le crapaud plus de six à sept loges. Nous sommes donc bien

(1) Von Wittich : *Beiträge zur morphologischen und histologischen Entwickelung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien;* Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. IV, 1853.

(2) Rathke : *Beiträge zur Geschichte der Tierwelt*, I. Abtheilung, 1820; III, 1825.

(3) Spengel : *Das urogenitale System der Amphibien, I. Theil. Der anatomische Bau des urogenital System*; Arbeiten aus d. zoologisch. zootomisch. Institut in Würzburg, Bd. III, 1876-77.

(4) Ecker : *Anatomie des Frosches*, Bd. III.

(5) Wiedersheim : *Traité d'anatomie comparée*, 1884.

loin des chiffres cités par SPENGEL : 15 pour la grenouille, 30 pour le crapaud. La dilatation fait disparaître la plupart des replis très nombreux qu'on voit à la surface; il en subsiste au plus 5 - 7 qui s'étendent dans toute la largeur de l'organe.

La cavité de l'ovaire chez l'adulte n'est en réalité qu'une simple fente; les deux feuillets chiffonnés qui la limitent sont toujours appliqués l'un contre l'autre. Dans l'ovaire jeune cette cavité est réelle, on peut la constater en examinant les coupes de l'organe.

On remarque déjà à cette époque que les œufs les plus avancés, les plus volumineux ne sont pas les plus périphériques.

Ils sont au contraire situés plus au centre de l'organe et font saillie dans la cavité centrale. Cette disposition persiste chez l'adulte; les œufs mûrs, bien que se trouvant au même niveau que les autres, proéminent à l'intérieur de la cavité

Il ne nous paraît pas opportun de faire ici une étude comparée complète de l'ovaire des batraciens et des poissons; nous ferons seulement remarquer que, vu en coupe, l'ovaire des téléostéens présente la même disposition diagrammatique que celui des batraciens : l'un et l'autre sont des sacs dont la paroi contient des œufs.

En réalité cependant, il existe entre ces organes des différences notables. D'abord l'ovaire des téléostéens est un tube *relié directement au pore génital* par un canal court, tandis que celui des batraciens est un *sac clos*.

Mais c'est dans la chute de l'œuf que réside la principale différence.

Chez les téléostéens, l'*œuf tombe dans la cavité de l'ovaire* et passe de là dans le très court canal qui le mène au pore génital.

Chez le batracien, au contraire, le *follicule ovarique*, ainsi qu'on l'admet depuis longtemps, *crève du côté externe*.

Nous avons constaté ce fait d'une façon précise et l'avons mis en évidence dans nos FIG. 9 et 10.

La FIG. 9 est un lambeau de la paroi du sac ovarique examiné à plat, la face externe est dirigée en haut; on y voit en *D* la déchirure qui a donné passage à l'œuf.

Dans la FIG. 10, le follicule est coupé transversalement et l'ouverture, après la chute de l'œuf, est restée béante dans la cavité péritonéale, c'est-à-dire à la face externe de l'ovaire.

L'œuf tombe donc directement dans le cœlome, d'où il passe dans l'oviducte et, par là, dans le cloaque pour être évacué à l'extérieur.

Nous trouvons dans le travail de Mac Leod (1) sur l'appareil reproducteur des téléostéens, une remarque qui rend peut-être compte de cette différence.

La cavité de l'ovaire, d'après ce savant, devrait son origine chez les téléostéens à un repli de l'épithélium de la cavité générale qui se développe au niveau du rudiment ovarique; elle serait un simple diverticule de la cavité générale.

On pourrait donc dire que dans toute la série des vertébrés, même chez les téléostéens à ovaire tubulaire, l'élimination des œufs se fait par la *surface péritonéale de l'ovaire*.

Si cette élimination dans l'ovaire creux du batracien ne se fait pas comme chez les téléostéens par la cavité de cet organe, c'est parce que cette cavité y a une signification toute différente. *Ce n'est pas un diverticule du cœlome*, c'est un simple *méat*, une fente de clivage.

Tel est donc l'ovaire dans le jeune âge et chez l'adulte au moment de la ponte.

Après la chute des œufs, le volume de l'organe se trouve énormément réduit; sa coloration est devenue plus claire.

Après un séjour de quelques minutes dans l alcool, les follicules crevés apparaissent sous la forme de tâches blanches.

Il reste parfois encore quelques œufs pigmentés qui subissent une dégénérescence mélanique, mais la grande masse de l'organe est formée par les petits œufs qui serviront à la ponte suivante.

L'ovaire revenu sur lui-même se plisse à l'infini; mais sa grande cavité reste virtuelle.

## Oviducte.

Chacun sait que les oviductes représentent deux tubes à paroi glandulaire, s'ouvrant dans la cavité péritonéale par un orifice en entonnoir situé très haut, près de l'estomac et du cœur, et se terminant dans le cloaque.

Leur disposition et leur structure, tout en se montrant semblables dans leurs grands traits, présentent cependant, chez les diverses espèces, des détails différentiels, sur lesquels nous croyons devoir appeler l'attention.

Chez toutes les espèces, l'oviducte est un cordon blanc, très flexueux et replié sur lui-même un grand nombre de fois.

(1) Mac Leod : *Recherches sur l'ovaire des Téléostéens*; Archives de Biologie, 1831.

Il s'étend dans les parties latérales de l'abdomen depuis le niveau du cœur jusqu'à la partie inférieure du rectum. Dans sa partie moyenne, il passe entre l'ovaire et le rein. Il est contenu dans un repli péritonéal qui le rattache à la colonne vertébrale.

On peut y distinguer trois portions :

1° Une supérieure, translucide, non flexueuse, se terminant vers le haut par une extrémité évasée en forme d'entonnoir.

2° Une seconde portion, plus longue, plus épaisse et d'un blanc mat chez l'adulte, s'étendant jusqu'à la partie inférieure de l'abdomen.

3° Enfin une portion inférieure, translucide aussi et dilatée, débouchant dans le cloaque : on l'appelle utérus.

Les rapports des oviductes entre eux, avec les uretères et avec le cloaque s'étudient le mieux à l'aide de coupes microtomiques, car les dissections les plus fines n'en fournissent que des données incomplètes.

Nous décrirons successivement l'oviducte chez les espèces suivantes : *Rana temporaria*, *Bufo vulgaris*, *Alytes obstetricans* et *Triton punctatus*.

### *Rana temporaria.*

A. *Portion supérieure.*

Cette portion ne présente aucun détail spécial; sa longueur varie naturellement suivant l'âge et la taille de l'animal; chez l'adulte elle est de 1 1/2 à 2 centimètres.

B. *Portion moyenne.*

Elle se distingue assez nettement par sa coloration plus blanche; elle augmente de volume d'une manière insensible et garde sa forme arrondie sur tout son parcours.

Près de sa terminaison elle débouche brusquement dans la troisième portion. Sa longueur, lorsque l'organe est entièrement déroulé atteint 40 et même 50 centimètres.

C. *Portion inférieure.*

La troisième partie est une dilatation à paroi mince, assez peu apparente en dehors de la période de reproduction.

Insufflée, même modérément, elle prend un volume considérable et une forme sphéroïdale, ou ovalaire, comme le montre la FIG. 5; on y remarque combien est brusque le passage de la seconde à la troisième portion.

D. *Rapports.*

Les deux oviductes s'ouvrent séparément dans le cloaque et leur embouchure y présente des particularités dignes de remarque.

Si l'on fend longitudinalement le cloaque par sa face ventrale, on remarque sur sa face postérieure deux papilles longues d'environ 5 millimètres et de forme irrégulièrement conoïde. On s'assure sans peine qu'elles sont en continuité avec la partie inférieure renflée de l'oviducte.

En insufflant de l'air par un oviducte avant d'avoir incisé le cloaque, on remarque d'abord le gonflement de la partie moyenne, puis la dilatation du cloaque et de la vessie urinaire. Mais jamais on ne parvient à insuffler en même temps l'autre oviducte, même si on prend soin de poser une ligature sur l'orifice cloacal et une autre sur le rectum.

Vient-on à ouvrir alors le cloaque sous l'eau, tout en continuant l'insufflation, on voit les bulles d'air s'échapper par l'extrémité du bord interne de la papille. L'orifice n'est donc pas absolument terminal. Il est très difficile à voir, même à la loupe, et comme l'orifice des uretères ne l'est pas moins, nous avons trouvé nécessaire d'étudier toute la région par la méthode des coupes, qui fournit du reste des données incomparablement plus précises.

Nos FIG. **17**, **16**, **15**, **14** et **13** représentent une série de coupes transversales de la région cloacale.

On peut aisément y poursuivre le sort des deux oviductes et des deux uretères; examinons d'abord les premiers.

Dans les FIG. **17**, **16**, **15**, ils sont déjà contenus dans deux crêtes à la face dorsale du cloaque, FIG. **17**, **16**, **15**, *ovid*. Ces crêtes ne sont autres que les deux papilles sectionnées à leur base, tout près de l'endroit où elles vont se détacher sous forme de cônes libres. La FIG. **14**, prise plus bas, montre la section des papilles entièrement dégagées; elle contient encore l'oviducte. Une série de coupes prise en dessous de ce niveau, présente encore la même disposition. Mais celle de la FIG. **12** révèle un changement : la cavité de chaque oviducte s'ouvre au dehors, l'une sur le côté interne, l'autre sur la face postérieure de la papille. Les coupes suivantes montrent la papille sous forme de cuiller s'effaçant de plus en plus pour devenir un cône solide dépourvu de cavité interne.

Ainsi est démontrée d'une façon nette *la position latérale de l'orifice sur la papille.*

Quant aux *uretères, ils n'entrent pas dans les papilles*, FIG. **17**. Dans la FIG. **16** ils en sont pourtant très rapprochés, mais la FIG. **15** montre qu'au lieu de s'y avancer, *ils s'ouvrent tout à coup dans le sillon qui sépare les deux crêtes papillaires.* La coupe suivante montrait la section des papilles entièrement dégagée et ne contenant plus de traces des uretères.

Ces deux canaux sont donc sans rapports entre eux, bien qu'ils s'ouvrent fort près l'un de l'autre dans un même sillon impair.

ANOMALIE. Nous avons représenté, FIG. **18**, une coupe dont l'aspect nous a fort embarrassé tout d'abord.

On y voit, en effet, entre la section des deux oviductes, *ovid*, un troisième canal d'aspect tout à fait semblable; nous avons pu reconnaître, par l'examen de la série complète des coupes, que ce canal n'était qu'un diverticule cœcal de l'oviducte gauche.

Son extrémité inférieure se perdait en cul-de-sac dans le tissu conjonctif de la papille. C'est une production anormale. Le canal, *S*, visible dans cette même figure, n'est qu'un prolongement supérieur du sillon urinaire, dans lequel débouchent plus bas les uretères.

Nous avons observé que la disposition de ces quatre orifices diffère notablement chez les animaux jeunes de celle que nous venons de décrire chez l'adulte.

Ces différences sont les suivantes :

1° *Chez l'animal jeune il n'y a pas de papilles génitales.*

2° Les orifices génitaux *sont placés plus haut que les orifices urinaires*; c'est précisément le développement des papilles génitales qui les reporte plus bas chez l'adulte.

Ces deux faits sont mis en évidence dans les FIG. **19** et **20**, qui appartiennent à la même série.

Ces deux figures indiquent aussi la position relative des canaux génitaux, des uretères, du rectum et de la vessie (voir Explicat. des Planches).

Il résulte donc de nos observations que chez la *Rana temporaria* :

I. LES OVIDUCTES DE L'ADULTE S'OUVRENT SÉPARÉMENT DANS LE CLOAQUE, SUR LA FACE INTERNE OU POSTÉRIEURE DE DEUX PAPILLES TRÈS DÉVELOPPÉES ET PENDANTES;

II. LES ORIFICES DES URETÈRES SONT PLACÉS PLUS HAUT QUE LES ORIFICES DES OVIDUCTES, DANS LE SILLON QUI SÉPARE LES PAPILLES A LEUR BASE;

III. Chez les jeunes individus, au contraire, il n'y a pas de papilles génitales, et les orifices génitaux se trouvent au-dessus des orifices urinaires.

En nous appuyant sur ces constatations, nous sommes en mesure d'exprimer quelques critiques au sujet d'une des figures du livre si répandu et si utile, du reste, de Ecker (1).

Sa fig. 23, p. 50, Abth. *III*, donne une idée fort inexacte de la disposition des orifices génitaux et urinaires chez l'adulte.

D'abord les papilles, quoique indiquées dans le texte, ne sont nullement distinctes dans le dessin. Ensuite les orifices urinaires et génitaux y paraissent énormément trop grands.

Enfin, rien ni dans la figure, ni dans le texte n'indique la position latérale interne ou postérieure des orifices génitaux sur la papille. Cette figure reproduit plus ou moins l'état des organes chez l'animal jeune; mais elle n'en donne encore qu'une idée vague et inexacte. Si elle a trait à l'adulte, elle est entièrement fautive. Du reste l'entonnoir et toute la partie supérieure y sont reproduits aussi avec peu de fidélité.

*Bufo vulgaris.*

A. *Portion supérieure.*

Elle ne présente rien de particulier, sinon peut-être que sa transition à la partie suivante est indiquée moins nettement que chez les grenouilles; la différence de coloration est moins tranchée aussi.

B. *Portion moyenne.*

Son diamètre augmente d'une façon très sensible depuis la portion supérieure jusqu'au cloaque. Sa forme se rapproche donc d'un cône très allongé, tandis que chez la grenouille elle est plutôt cylindrique.

Vers son tiers inférieur, elle perd insensiblement sa forme arrondie et s'aplatit, de telle sorte que sa section transversale affecte la forme d'un ovale allongé.

C. *Portion inférieure.*

Contrairement à ce que nous avons observé chez la grenouille, la transition entre la partie moyenne et la partie inférieure ne se fait pas brusquement.

(1) Ecker : loc. cit.

On peut mettre ce détail en évidence en insufflant, ou en surprenant pendant la ponte une femelle avec les oviductes remplis d'œufs, FIG. **2**.

On constate alors que la portion inférieure est une énorme poche ovoïde se continuant insensiblement avec la portion moyenne. La limite n'est indiquée que par la différence de coloration et d'épaisseur des parois. Vers le bas, elle s'engage au-dessus du rectum comme chez la grenouille.

D. *Rapports.*

Chez le *Bufo* la dissection nous montre les deux parties inférieures accollées l'une à l'autre, comme chez la grenouille. Mais si l'on insuffle ou si l'on injecte l'un des oviductes, même sans avoir ligaturé le cloaque, on voit la partie inférieure de l'autre oviducte se dilater aussi, sans que le cloaque subisse la moindre modification.

Ce fait démontre qu'il y a communication entre les renflements inférieurs avant leur pénétration dans le cloaque.

Ouvre-t-on ce dernier par l'incision de la paroi ventrale, c'est en vain qu'on cherche sur sa paroi postérieure une saillie quelconque, correspondant aux papilles génitales de la grenouille.

Mais, entre les plis longitudinaux de cette paroi, on distingue un sillon plus profond que les autres et moins allongé.

Si on en écarte les lèvres, on voit au fond d'un petit recessus une seule papille blanche assez large, mais courte; continue-t-on l'injection on voit le liquide sortir par le sommet de cette papille.

La loupe permet de constater, surtout après qu'on a affermi quelque peu les tissus en les baignant d'alcool ou d'un autre agent fixateur, que son sommet est taillé en bec et que l'orifice est dirigé en arrière.

Les orifices des uretères sont à peu près introuvables; à l'aide d'injections on parvient cependant à les faire apparaître *derrière la papille*.

Nos FIG. **27**, **26**, **25**, **24**, **23**, **22**, **21**, qui représentent autant de termes choisis dans une série de coupes transversales, fournissent des données mieux définies sur les rapports des oviductes entre eux et avec les organes voisins.

Les oviductes dans la FIG. **27** se présentent, comme chez la grenouille, sous la forme de deux tubes bien séparés, enfoncés dans une masse de tissu conjonctif. Plus bas, dans la FIG. **26**, ils s'unissent brusquement du côté interne et constituent ainsi un canal unique.

Celui-ci s'observe encore dans les FIG. **25** et **24**, mais la FIG. **25** se signale par l'apparition d'un nouvel organe situé entre le rectum et le canal

formé par l'union des deux oviductes. C'est le premier vestige du recessus au fond duquel la simple dissection nous a déjà fait découvrir la papille blanche ; ou plutôt c'est un prolongement borgne de ce recessus qui est dirigé vers le haut. Dans la FIG. **24**, la section n'intéresse plus seulement ce prolongement supérieur, mais le recessus lui-même dans sa partie moyenne. Il communique largement avec le cloaque; les corps isolés qui paraissent obstruer son embouchure représentent tout simplement la section de certains replis saillants de la muqueuse. Les oviductes, ou plutôt leur canal de fusion, *ovid*, demeurent jusqu'ici parfaitement isolés.

Néanmoins, le massif de tissu conjonctif qui les contient commence à proéminer dans la cavité du recessus cloacal.

Cette saillie indique déjà la papille qui va faire son apparition plus bas, ainsi que le montre la FIG. **23**, dans laquelle le canal des oviductes est contenu dans un corps cylindrique, à peine rattaché à la paroi postérieure par un peu de tissu conjonctif. Ce corps cylindrique devient entièrement libre de toute adhérence au niveau de la section reproduite, FIG. **22**. Enfin dans la FIG. **21**, le canal s'ouvre largement sur la face *antérieure* du cylindre, tout en continuant *sous forme de gouttière* jusqu'à son extrémité.

La terminaison du canal excréteur femelle unique revêt donc la forme d'une cuiller étroite ; quant aux uretères, un simple regard jeté sur les mêmes figures nous montre qu'ils se comportent *à peu de chose près comme chez la grenouille*. Toutefois, la FIG. **22** indique qu'ils débouchent *non pas à la base* même de la papille génitale, comme chez ce dernier animal, mais plus bas, et qu'ils ne s'ouvrent pas directement dans le cloaque, mais bien dans un recessus assez profond de cette cavité.

En résumé, chez le *Bufo vulgaris* :

I. LES OVIDUCTES SE RÉUNISSENT ENTRE EUX POUR FORMER UN CANAL UNIQUE D'UNE CERTAINE LONGUEUR;

II. CE CANAL UNIQUE PÉNÈTRE DANS UNE PAPILLE TRÈS SAILLANTE;

III. CETTE DISPOSITION RAPPELLE ASSEZ BIEN L'APPAREIL ÉVECTEUR FEMELLE DES MAMMIFÈRES; LE CANAL SIMPLE SERAIT DONC L'HOMOLOGUE DE L'UTÉRUS;

IV. LES URETÈRES S'OUVRENT UN PEU PLUS BAS QUE CHEZ LA GRENOUILLE, DERRIÈRE LA PAPILLE, SUR LA FACE POSTÉRIEURE D'UN RECESSUS DU CLOAQUE, DANS LEQUEL CETTE DERNIÈRE EST LOGÉE.

*Triton punctatus.*

A. *Portion supérieure.*

Cette portion n'offre rien de spécial; comme chez la grenouille, elle se limite assez brusquement d'avec la région suivante.

B. *Portion moyenne.*

Elle conserve à peu près le même calibre sur toute sa longueur; le premier tiers paraît un peu plus clair, tandis que le reste est d'un blanc mat. Le tiers inférieur, surtout à l'époque des amours, est un peu rosé et plus droit.

C. *Portion inférieure.*

On ne distingue qu'avec peine une très courte région de l'oviducte présentant, au voisinage immédiat du cloaque, une paroi plus mince et une coloration différente. Elle suffit néanmoins pour établir la division de l'oviducte en trois régions chez les urodèles comme chez les anoures.

D. *Rapports.*

La disposition des oviductes à leur entrée dans le cloaque est très semblable à celle que nous venons de décrire dans la grenouille. Ici aussi, *il est impossible d'insuffler un oviducte par l'intermédiaire de l'autre*, ainsi qu'on peut le faire chez le crapaud.

On n'y parvient même pas en liant le cloaque et le rectum, parce que ici aussi l'orifice cloacal des oviductes est porté par une papille saillante.

Quand la pression s'élève dans le cloaque, le tissu de ces papilles se trouve comprimé, et l'appendice joue le rôle d'une valvule, comme chez la grenouille.

Notre FIG. 7 représente un cloaque ouvert, où l'on remarque les papilles qui, par leur forme cylindrique et plutôt renflée au sommet, diffèrent notablement des papilles conoïdes de la grenouille. Elles s'élèvent du centre d'une petite cupule, qui n'est autre chose qu'un repli circulaire de la muqueuse. L'orifice est terminal.

La position relevée des papilles dans cette figure ne paraît pas naturelle, nous la croyons due en partie aux tiraillements produits par la dissection et l'étalage des organes.

Néanmoins, elle est constante, et nous avons tenu à représenter la pièce telle qu'elle s'offrait à nos regards.

Les orifices urinaires, nous n'hésitons pas à le déclarer, sont introuvables par la simple dissection; peut-être arriverait-on à les découvrir en injectant les uretères. Mais à cette opération peu commode nous avons préféré l'étude des coupes de la région.

Les FIG. **33** à **28** appartiennent à une série de coupes transversales, où la disposition des organes manque de symétrie.

Cette *asymétrie* résulte de ce que l'une des papilles, la droite, présentait lors du passage de la lame tranchante la *position déviée* qu'elles ont toutes deux dans la FIG. **7**, tandis que l'autre, la papille gauche, se dirige verticalement en bas. Celle-ci se trouve donc coupée transversalement, tandis que la droite est prise dans un sens oblique et presque longitudinal.

Nous nous servirons surtout de la papille gauche pour étudier le trajet de l'oviducte et de l'uretère.

La FIG. **33** ne fait qu'effleurer le cloaque; elle contient, en *cl*, *cl*, la section de quelques prolongements supérieurs de cette cavité.

Les deux oviductes, *ovid*, se reconnaissent dans la partie qui, plus bas, deviendra la papille libre. Ils se retrouvent aisément dans les FIG. **32** et **31**, mais, dans cette dernière, celui de droite s'ouvre à l'extérieur: c'est celui dont la papille est coupée obliquement.

Celui de gauche s'observe dans les FIG. **30** et **29**, toujours au centre de la section papillaire, et il se retrouve dans toutes les sections faites sous ce niveau, y compris la dernière; ce qui prouve que son orifice est placé au *sommet de la papille*.

L'uretère droit a été enlevé par le rasoir; le gauche, dans les FIG. **32** et **31**, occupe une position déjà fort voisine de la papille, et, dans la FIG. **30**, il se trouve logé *dans cette dernière* à la gauche de l'oviducte. Son embouchure se voit, en *ur*, sur le côté gauche dans la FIG. **29**, qui n'est séparée de la FIG. **30** que par trois coupes successives.

La FIG. **31**, **30**, **29** montrent nettement les rapports de tous les organes annexés au cloaque : *V* est la vessie urinaire; *R*, le rectum, et *cl*, une dilatation supérieure du cloaque dont la FIG. **7**, qui représente les organes disséqués et incisés, indique mal l'existence.

La coupe, représentée FIG. **29**, laisse voir l'union du rectum avec le cloaque, au niveau où la partie supérieure de ce dernier s'y ouvre.

La FIG. **28** montre sa continuation avec le cloaque proprement dit et permet de constater que le rectum *R* s'unit obliquement à ce dernier, et se continue sur sa paroi antérieure sous forme de gouttière plissée dont l'épithélium a conservé ses caractères propres.

En résumé, chez le *Triton Punctatus* :

I. LES OVIDUCTES DEMEURENT SÉPARÉS, ET S'OUVRENT CHACUN AU SOMMET D'UNE PAPILLE CYLINDRIQUE.

II. LES DEUX PAPILLES SONT ENFERMÉES DANS UN COURT RECESSUS DU CLOAQUE, SITUÉ AU-DESSUS DE L'EMBOUCHURE DU RECTUM ET CACHÉ DERRIÈRE CELUI-CI.

III. LES URETÈRES, CONTRAIREMENT A CE QU'ON OBSERVE CHEZ LA GRENOUILLE, PÉNÈTRENT DANS LES PAPILLES ET S'OUVRENT LATÉRALEMENT DU CÔTÉ EXTERNE.

REMARQUE. Nous tenons à dire que nous avons observé de fréquentes variations de détail dans la terminaison des organes excréteurs génitaux et urinaires surtout dans les espèces où il existe des papilles. Il se peut que l'état variable de contraction dans lequel les organes sont saisis par les agents fixateurs soit la cause de certaines variations qu'on remarque dans la position relative des orifices.

Nous avons dit aussi que l'âge de l'animal la modifie notablement, surtout chez la grenouille. Nous n'avons en tout cas appelé l'attention que sur les points essentiels.

### *Alytes obstetricans.*

Nous n'avons capturé cette intéressante espèce qu'à la fin de nos recherches, trop tard pour en reproduire les dessins à côté des figures analogues de notre première planche.

La portion *supérieure* n'offre rien de particulier.

La portion *moyenne* examinée à frais ressemble fort à celle de la grenouille, seulement elle atteint son plus fort calibre *vers le milieu* pour aller en diminuant à partir de son tiers inférieur jusqu'à la portion inférieure, où elle se termine brusquement, comme chez la grenouille, FIG. **93**.

Ce dernier tiers présente donc un calibre moins fort, des parois plus minces et une coloration moins blanche que la partie supérieure de la portion moyenne.

La portion inférieure présente des caractères analogues à celle du *Bufo*.

La dilatation se termine par un canal assez mince et court, qui marche obliquement vers la ligne médiane et s'y unit à son homologue pour constituer un canal unique, une sorte de court utérus, *comme chez le Bufo.* Ce canal ne pénètre pas dans une vraie papille, comme chez ce dernier, mais dans une simple éminence saillante dans le cloaque lui-même. Les uretères présentent une particularité remarquable et rare : *ils se fusionnent en un canal unique, comme les oviductes.*

Leurs rudiments embryonnaires, les canaux de Wolff, s'y comportent donc comme les canaux de Müller, ou oviductes : *ils s'unissent au lieu de se jeter séparément* dans le sinus urogénital.

Ce canal unique s'ouvre sur le prolongement de l'éminence qui porte l'orifice génital, mais un peu plus bas que les oviductes, fig. **96**.

Ainsi, chez l'*Alytes obstetricans* :

I. Les oviductes se fusionnent en un canal utériforme, comme chez le Bufo.

II. Ce canal est court, et s'ouvre non sur une vraie papille, mais sur une simple élévation de la muqueuse. Il n'y a pas de recessus génital.

III. On y observe le fait remarquable de la réunion des uretères en un seul canal court, qui s'ouvre dans le cloaque plus bas que l'orifice génital.

## II.

## HISTOLOGIE.

### *Rana temporaria.*

#### A. *Portion supérieure.*

Nous avons dit que la paroi de l'entonnoir qui constitue l'extrémité supérieure de l'oviducte, ainsi que celle du tronçon voisin qui lui forme pédicule, est mince et transparente.

Sa structure histologique est simple.

Une couche conjonctive en constitue le squelette; la face interne est tapissée d'un épithélium ou d'un endothélium péritonéal, fig. **34**.

Nous ne décrirons pas la couche conjonctive, qui ne présente rien de spécial. Signalons seulement la présence d'une couche de *fibres musculaires lisses* dans son épaisseur. Elle s'observe vers la partie supérieure, près du bord de l'entonnoir, fig. **35**.

La direction de ses éléments est assez désordonnée, oblique et plutôt longitudinale que transversale. Il est difficile de concevoir d'une manière exacte l'effet que leur contraction doit produire sur l'oviducte, mais nous pensons qu'elle doit dilater l'entonnoir tout en faisant remonter le pédicule vers son orifice élargi.

Cette couche est du reste peu puissante, irrégulière et interrompue.

Nous ne pensons pas qu'elle ait été signalée par les auteurs. L'épithélium interne tapisse une quantité de replis longitudinaux, plus ou moins saillants, qui vont en s'effaçant vers le haut, FIG. **36**.

Il est constitué par une seule assise de cellules prismatiques vibratiles.

La FIG. **35**, *ep*, *ovid*, donne une idée de leur aspect, qui est bien différent de celui des cellules qui tapissent la face externe de l'organe. Celle-ci est recouverte soit par un épithélium cylindrique vibratil, *e*, *v*, *p*, soit par l'endothélium péritonéal ordinaire.

Le premier est formé de cellules tabulaires, munies de cils assez courts.

L'épithélium cylindrique occupe tout le pourtour de l'orifice de l'entonnoir et recouvre non seulement la face externe de celui-ci, mais encore une partie du péritoine pariétal. Il s'irradie irrégulièrement sur ce dernier et s'y découpe en îlots.

L'existence de ces îlots disposés sur le péritoine, même à une grande distance de l'oviducte, est un fait bien connu : ECKER le signale.

Au niveau de la partie rétrécie de cette portion de l'oviducte, l'épithélium fait place d'ordinaire à un endothélium péritonéal, FIG. **34**.

B. *Portion moyenne.*

C'est la région glandulaire, celle qui fournit à l'œuf son enveloppe albuminoïde.

Sa constitution a été décrite par plusieurs auteurs : BÖTTCHER (1), NEUMAN (2), GRUNAU (2), LOOS (3), STÜVE (4).

Tous s'accordent à y signaler trois couches, à savoir : *le revêtement péritonéal, une couche conjonctive propre et une couche glandulaire ou épithé-*

(1) BÖTTCHER : *Ueber den Bau und die Quellungfähigkeit der Froscheileiter;* Virchow's Archiv, Bd. 37.

(2) NEUMAN und GRUNAU. : *Die Drüsen der Froscheileiter*; Archiv für mikr. Anatom , Bd XI.

(3) LOOS : Inaugural Dissertation; Leipzig, 1880.

(4) Von STÜVE : *Beitrag zur Kenntniss des Baues der Eileiterdrüsen bei den Amphibien*; Archiv für mikr. Anatomie; Bd. 34, 1889.

*liale très épaisse.* On n'y décrit pas de fibres musculaires lisses. Fait assez étonnant, car on pourrait s'attendre à y trouver au contraire une couche puissante, animée de mouvements péristaltiques destinés à faire progresser les œufs. Disons cependant que, au sein du tissu conjonctif, nous avons remarqué certains éléments allongés dont la nature nous paraît équivoque. Mais, quels qu'ils soient, ils sont trop faibles et trop peu nombreux pour jouer un rôle important dans la propulsion des œufs.

*La couche glandulaire* est formée d'un nombre immense de tubules cylindriques, disposés radialement autour de la lumière du canal. La FIG. **37** met en évidence cette disposition sur une coupe transversale.

Ces tubules ne s'étendent pas tous dans un plan parfaitement perpendiculaire à l'axe longitudinal de l'organe; cela est dû en grande partie à la flexuosité très prononcée de ce dernier. C'est pourquoi les sections transversales en contiennent toujours des tronçons plus courts que le rayon, et enclavés entre ceux qui, grâce à leur direction régulière, ont été sectionnés sur toute leur longueur, FIG. **37**.

Les coupes longitudinales bien axiales sont plus favorables à l'étude de cette disposition; elles font voir des tubules très obliques ou incurvés et parfois très longs, s'insinuant entre les autres. Ils sont parfois bifurqués.

De minces prolongements de tissu conjonctif pénètrent dans la couche des tubules et constituent à chacun d'eux une gaîne propre plus ou moins complète.

Des capillaires sanguins s'y insinuent aussi, mais leur nombre est peu considérable et leur calibre toujours très faible. Les vaisseaux plus gros courent dans la couche conjonctive générale, mais là encore leur calibre est peu considérable.

Le réseau capillaire périphérique est assez riche, sans rien présenter de remarquable pourtant; c'est surtout au moment de la ponte qu'il se congestionne. En somme, la circulation propre de l'oviducte est faible, fait assez remarquable, étant donnée l'activité des phénomènes qui s'y passent avant la ponte. Mais on se l'explique facilement, si l'on tient compte du temps considérable dont les cellules disposent pour se gorger des produits de réserve.

Chaque tubule est formé de cellules allongées, disposées radialement autour de l'axe, ainsi que le montrent toutes les coupes transversales, FIG. **44**. Leur direction dans un plan axial est très souvent oblique et nos

FIG. **37**, **45**, **71** indiquent le sens de cette obliquité : *chaque cellule dirige son extrémité interne vers l'orifice de la glandule.*

L'union des tubules entre eux du côté de la lumière de l'oviducte est assez intéressante.

Suit-on sur les coupes transversales la couche épithéliale de chacun d'eux jusqu'à l'orifice, on remarque sans peine qu'elle se continue à droite et à gauche avec l'épithélium des tubules voisins, FIG. **48**, **49**. Ce qui se comprend aisément, car chacun d'eux représente un simple recessus né à la surface d'un épithélium formé par une seule assise de cellules.

SILLONS. Mais si l'on examine la face interne de l'oviducte, on remarque qu'elle est parcourue *de sillons longitudinaux séparés par des bourrelets saillants*. Ces bourrelets sont formés par les parois minces de deux tubules voisins sur une coupe transversale. Leur bord libre correspond à l'espace intertubulaire. Les sillons au contraire *logent tous les orifices* des tubes disposés sur une même série longitudinale. Théoriquement, on peut donc concevoir de deux manières le développement des tubules.

Ou bien la couche épithéliale qui doit leur donner naissance se couvre de plis longitudinaux; puis, au fond de chacun de ces plis ou sillons, il se développe des culs-de-sac tubulaires.

Ou bien elle donne naissance d'abord à des culs-de-sac disposés en séries longitudinales, puis à des enfoncements continus correspondant à tous les orifices des tubules d'une même série linéaire.

Ce qui est certain, c'est que la surface sur laquelle s'ouvrent les tubules *est plissée longitudinalement*, et qu'elle est capable de se déplisser par la dilatation du tube. STÜVE avait déjà constaté assez vaguement cette disposition.

Nous reparlerons plus loin des bourrelets ou plis qui séparent les séries d'orifices. En attendant nous prions le lecteur de jeter un regard sur la FIG. **41**; elle représente un sillon bordé de ses deux bourrelets.

Notons aussi une particularité assez fréquente dans les coupes, c'est l'absence apparente de tout pli ou sillon dans certaines sections; il est évident alors que le rasoir a traversé précisément un pli dans le sens de sa longueur.

La flexuosité de l'oviducte rend ce fait très explicable; d'ailleurs ces plis eux-mêmes, tout en présentant une direction longitudinale, sont très souvent obliques ou flexueux, et peuvent même se ramifier.

Telle est la constitution générale de l'oviducte chez l'animal adulte; elle présente à divers moments de la vie des variations que nous signalerons encore avant de nous occuper des cellules glandulaires en particulier.

Développement. Les plus *jeunes grenouilles* sur lesquelles nous avons porté nos recherches avaient environ *deux centimètres de longueur*.

Leur oviducte était fort mince et fort difficile à découvrir par la dissection; nous l'avons étudié avec facilité en extirpant les deux reins et tous les tissus qui les rattachent à la colonne vertébrale, et en pratiquant des coupes à travers tout cet ensemble.

L'oviducte s'y présente sous la forme d'un tube droit à lumière béante, fig. **38**. Sa paroi relativement épaisse comprend une couche puissante de cellules présentant encore les caractères du tissu conjonctif embryonnaire, et tapissée à l'intérieur par un feuillet épithélial.

Sa surface interne est *entièrement lisse* et ne présente aucune trace ni des tubes, ni des plis longitudinaux qui l'ornent plus tard, ni des orifices tubulaires qu'on observe entre ceux-ci. La cavité épithéliale paraît formée de cellules à noyaux allongés, tellement serrées les unes contre les autres que parfois il est très difficile de distinguer les contours cellulaires.

Chez les individus de taille un peu plus forte, fig. **39**, on observe une disposition semblable. La couche épithéliale y apparaît encore comme un simple amas de noyaux avec de faibles traces de protoplasme et des contours cellulaires à peine perceptibles. Mais son épaisseur est doublée, et les noyaux sont disposés sur plusieurs assises. Il est clair que, pendant l'espace de temps qui sépare les deux stades, cette couche a été le siége d'une prolifération active et, comme le diamètre du tube emprisonné dans sa gaîne conjonctive n'a pas augmenté en proportion, les nouveaux noyaux ont dû s'empiler les uns au-dessus des autres.

Dans la fig. **40**, prise dans un animal plus âgé encore, la muqueuse a fait un premier pas pour acquérir sa structure définitive. Cette figure démontre que *la couche épithéliale commence par se plisser longitudinalement*. En effet ces plis, dans certains endroits de la coupe, sont *les seuls détails* que présente la paroi.

Ils sont visibles en *pl*, *pl*, et l'on remarque qu'ils sont largement ouverts en dedans comme en dehors, disposition qui ne permet pas de les confondre avec des rudiments de culs-de-sac ou de tubules.

Dans d'autres points de la coupe, *ces derniers* ont déjà fait leur apparition.

Les parties intérieures plus sombres, *b*, *b*, représentent bien les bourrelets limitant les sillons; les parties extérieures, *tb*, plus claires et à noyaux plus arrondis, sont bien des tubules cylindriques qui s'ouvrent au fond de ces sillons. Ainsi se trouve démontré un fait que nous présentions plus haut comme hypothétique. Les *bourrelets apparaissent d'abord, et les tubules se forment au fond des sillons*, mais le développement de ces deux productions s'opère presque simultanément.

Dès le moment de la première apparition des sillons, et même déjà plus tôt, les noyaux de la couche épithéliale et leurs cellules deviennent faciles à distinguer. Qu'on veuille bien comparer les FIG. **38**, **39**, **40**.

Plus tard elles se développent énormément et donnent aux tubules les aspects divers que reproduisent nos figures.

La forme et la structure de ces éléments vont nous occuper maintenant.

### *Étude des cellules.*

Nous avons dit qu'elles sont d'abord extrêmement minces et fortement comprimées. A ce moment la quantité de cytoplasme, comparée au volume du noyau, est remarquablement faible.

Bientôt les cellules deviennent cuboïdes ou légèrement allongées; plus tard, en continuant à se développer, elles affectent la forme de prismes assez longs, à contours réguliers et un peu arrondis aux angles. Le cytoplasme est granuleux, FIG. **42**. Cependant celui-ci ne tarde pas à devenir le siège d'un dépôt de substance albuminoïde, et la cellule s'accroît énormément en volume. En même temps elle acquiert une forme tubulaire. En effet, la comparaison des coupes transversales des tubules et des coupes longitudinales démontre que ces éléments sont notablement plus étendus en largeur qu'en épaisseur, FIG. **44** et **45**.

Leur structure interne, même considérée en dehors du moment de la ponte, est très variable. Le protoplasme chez les jeunes individus est finement granuleux et opaque; plus tard, quand le dépôt de matière albuminoïde s'effectue, il s'éclaircit beaucoup.

Ce dépôt apparaît-il d'abord sous forme de sphérules distinctes, qui plus tard se fusionnent entre elles ? ou bien la substance s'accumule-t-elle insensiblement dans toute une région de la cellule, imprégnant pour ainsi dire tout le cytoplasme?

La chose n'est pas facile à déterminer.

Si l'on se contentait d'examiner des coupes d'objets préalablement fixés par les solutions généralement en usage dans les laboratoires et de les débiter en coupes, on pourrait arriver à cette conclusion que le dépôt se fait moléculairement dans la trame du cytoplasme, et non sous la forme d'enclaves ou globules distincts. On constate en effet que tout le corps de la cellule paraît, à un moment donné, être une masse homogène vitrée, réfringente, parcourue par un grand nombre de filaments. On remarquera ces filaments surtout dans nos FIG. **44** et **46**.

CENTRE CYTOPLASMIQUE. Une aire très nettement réticulée s'y voit à une grande distance du noyau, un peu au-dessus du centre de la cellule, d'où de nombreux fils, plus minces et très irréguliers, s'irradient comme autour d'un centre. Quelques filaments pourtant, mais non les plus forts, s'irradient dans nos cellules à partir du noyau.

C'est un fait assez remarquable que l'existence *d'un centre d'orientation du cytoplasme à côté du noyau*. L'attention des biologistes a été attirée sur ce fait depuis quelque temps. SOLGER (1) notamment l'a signalé dans les cellules pigmentaires. GILSON (2) avait déjà signalé en 1888 un fait analogue et tout à fait remarquable dans les cellules des glandes odorifères du *Blaps mortisaga*.

Le noyau logé au fond de la cellule paraît fort altéré. De sphéroïdal et régulier qu'il était dans le jeune âge, il a pris la forme la plus irrégulière, la plus chiffonnée qu'on puisse imaginer. Loos représente assez bien un de ces noyaux. Il figure aussi certains filaments dans la masse homogène, mais *il ne signale pas du tout le nœud réticulé* d'où ils s'irradient.

Ce réticulum et ces filaments représentent évidemment le réseau si minutieusement étudié par LIST (3) dans les cellules caliciformes.

Nous le répétons, de l'examen de ces coupes seules, on pourrait conclure que le cytoplasme s'est simplement laissé imprégner de la substance de réserve.

SPHÉRULES. Mais d'autres méthodes d'observation permettent de constater qu'elle y apparaît au contraire sous la forme de sphérules.

(1) SOLGER : *Zur Structur der Pigmentzelle;* Zoolog. Anz., 1889.

(2) GILSON : *Les glandes odorifères du Blaps mortisaga et de quelques autres espèces*; La Cellule, Tome V, Fasc. I.

(3) LIST : *Ueber Becherzellen*; Archiv für mikr. Anatom., Bd. XXVII.

Tout d'abord, si l'on examine un fragment de la paroi de l'oviducte *à frais* et sans faire usage d'aucun réactif, on peut observer assez nettement ces sphérules.

Elles sont nettes, surtout dans les cellules relativement jeunes, quand elles ne sont encore ni aussi chargées ni aussi dilatées qu'elles le sont à l'époque de la reproduction. Cependant alors même on les distingue encore, mais elles sont beaucoup plus instables. Le *sérum* permet de faire la même observation. L'*alcool* les maintient visibles aussi, tout en les contractant beaucoup. L'*acide acétique fort* ne les détruit pas; *dilué* il les dissout au contraire, ou du moins les gonfle et les fusionne entre elles très rapidement.

Une méthode avantageuse pour les observer consiste à étaler, en le dissociant légèrement à sec, un fragment de la paroi de l'oviducte sur un porte-objets, et à le baigner ensuite d'une goutte d'acide acétique glacial. Les sphérules sont alors très visibles. Mais si l'on ajoute à la préparation une goutte d'eau, on voit instantanément les enclaves se gonfler et disparaître.

Tout le contenu cellullaire prend alors l'aspect d'une masse homogène traversée de filaments, et en même temps les cellules se gonflent beaucoup. Les mêmes phénomènes se produisent si l'on ajoute une goutte d'eau à une préparation fraîche exécutée à sec.

Ce n'est donc pas l'acide acétique qui produit le gonflement, c'est l'eau, et, pour obtenir cet effet avec l'acide, il faut le diluer; le pouvoir dissolvant de la solution est en rapport direct avec la quantité d'eau qu'elle contient.

Quelque délicates que soient ces sphérules et quelle que soit la facilité avec laquelle elles se fusionnent entre elles, on ne peut donc pas regarder le dépôt de la substance albuminoïde comme une simple infiltration du cytoplasme, et encore moins comme une simple transformation de cet élément en bloc. Elle se dépose, au contraire, *en masses distinctes*, comme le font la graisse et bien d'autres substances mises en réserve par les cellules.

Neuman, Loos et Stüve ont observé ces sphérules et constaté leur instabilité. Ils ont représenté et figuré certaines particularités de la structure des cellules. Nous ferons quelques remarques au sujet de ces figures et de l'explication qu'ils en donnent.

Notons d'abord qu'ils ne décrivent pas *les variations* qu'elles présentent aux *diverses périodes* de leur existence. Ils se contentent de donner quelques exemples de cellules de l'oviducte, mais sans indiquer ni l'époque de l'année ni l'âge de l'animal qui les a fournies.

Stüve ne les figure pas. Loos donne une représentation passable de la cellule fraîche gonflée de sphérules, dans sa fig. 5. Mais il a négligé d'y faire figurer des détails qu'il est fort aisé d'y observer. C'est ainsi que, même à frais, on distingue entre les sphérules des amas de granules et des tronçons de filaments appartenant au cytoplasme. La cellule n'apparaît donc nullement comme un simple sac rempli d'un liquide où nageraient les sphérules, ainsi que le figure Loos. Quant à sa fig. 7, qui représente une cellule semblable après l'action des réactifs, nous avons déjà dit qu'elle donne une idée très incomplète et peu précise de sa structure, puisqu'*elle ne signale pas l'irradiation des trabécules ou filaments plasmatiques à partir d'un centre différent du noyau*. Au contraire, il rattache trois grands faisceaux de fibrilles au noyau. En parlant de ce dernier, Loos dit qu'il est tellement serré contre la membrane, qu'on le croirait inclus dans une vacuole située entre deux cellules voisines !

Stüve ne fait pas mieux. Au contraire, dans les cellules de sa fig. 1, on voit partir du noyau toutes les fibrilles d'un réseau qu'il décrit ainsi : » ein von dem Kerne ausgehendes und die Zelle durchsetzendes Netz von Plasmafäden. «

Nous croyons donc que personne jusqu'ici n'a signalé le centre spécial du réseau que nous avons décrit dans les cellules de l'oviducte. En réalité, il n'est point facile de constater cette particularité sur des cellules examinées à frais ou simplement dissociées après l'action des réactifs. Du reste, cette méthode est absolument insuffisante pour l'étude de ces cellules en général. Les coupes microtomiques sont indispensables. On sait du reste que les coupes de cet objet ne sont point faciles à obtenir. Plus l'oviducte est gonflé d'albumine, plus il devient cassant sous l'action de l'alcool et surtout de la chaleur la plus modérée. Nous sommes pourtant arrivé à obtenir des coupes parfaites, tant par la méthode à la celloïdine que par la méthode usuelle à la paraffine, mais nous avons le mieux réussi en employant le chloroforme comme intermédiaire entre l'alcool absolu et la paraffine.

Stüve admet que les cellules glandulaires de l'oviducte possèdent un orifice sur leur face libre et méritent par conséquent le nom de cellules caliciformes (Becherzellen). Il représente cet orifice dans sa fig. 1 que nous avons reproduite.

Nous présenterons à ce sujet quelques remarques. D'abord il est fort regrettable que le savant de Berlin ne nous dise pas à quelle période de

l'année, l'animal qui lui a fourni ses dessins a été sacrifié; il est aussi regrettable qu'il nous laisse ignorer l'endroit précis où gisaient ces cellules. Par suite, il laisse donc subsister dans notre esprit un doute au sujet de leur véritable nature.

Si ces cellules proviennent d'un animal mûr pour la reproduction, si l'on peut s'exprimer ainsi, mais dans lequel les œufs n'ont pas encore gagné l'oviducte, nous sommes obligé de combattre absolument l'opinion de Stüve.

Les cellules constituant les tubules demeurent parfaitement closes par une membrane jusqu'au moment du passage des œufs dans l'oviducte, ou du moins jusqu'à l'approche de ce moment. Nos figures ne laissent point de doute à ce sujet; ces cellules sont dépourvues de tout orifice, fig. **44**, **45**, **97**. Ces figures représentent des coupes; car nous le répétons, ce sont là des particularités que ce seul mode de préparation permet d'observer.

Si, au contraire, les cellules figurées par Stüve ont été extraites de l'oviducte pendant le passage des œufs, ou immédiatement après, nous nous demanderions si elles proviennent bien des tubules et non pas plutôt des bourrelets longitudinaux qui séparent les sillons. En effet, ces derniers possèdent de véritables cellules caliciformes entremêlées de cellules vibratiles. Du moins on y observe de véritables cellules caliciformes pendant la période de reproduction. Notre fig. **48** le prouve, et la figure 6 de Stüve les représente aussi avec assez d'exactitude. Ce sont peut-être celles-ci qui, dispersées dans les produits de la dissociation, ont servi de modèle aux dessins de Stüve. Et ce qui nous force à faire cette hypothèse, c'est que, même pendant qu'elles fonctionnent, les cellules des tubules présentent un *aspect tout différent* des figures de l'auteur; elles sont largement ouvertes et même déchiquetées à leur face libre. Tout au plus ces dessins pourraient-ils avoir trait à des cellules ayant évacué leur contenu et déjà revenues sur elles-mêmes.

Nous reviendrons sur ce point plus loin; mais dès maintenant nous émettons l'avis que les cellules constituant les tubules ne méritent pas le nom de cellules caliciformes dans le vrai sens du mot. Stüve et Neuman ne sont point dans le vrai en leur assignant comme trait normal et constant de structure un orifice régulier, béant dans la lumière du recessus glandulaire.

C. *Portion inférieure.*

La *portion renflée ou vésicule* qui avoisine le cloaque de la grenouille possède, avons nous dit, une paroi mince, d'aspect bien différent de celui de la partie moyenne.

La paroi comprend, outre le péritoine, une couche conjonctive et une couche épithéliale. Les deux premières ne présentent rien de spécial. La couche épithéliale au contraire offre à considérer deux régions nettement définies par leur structure.

A la partie supérieure, qui se continue en haut avec la portion glandulaire de l'oviducte, la couche épithéliale a conservé les caractères qui distinguent l'épithélium de la partie moyenne de l'organe.

Elle constitue ainsi, autour de l'embouchure de cette partie dans l'ampoule inférieure, une aire à peu près circulaire, dont on peut voir la section sur une coupe longitudinale, FIG. 47. On constate qu'elle est formée par une couche de *tubules glandulaires* semblables à ceux que nous avons décrits plus haut.

Toutefois ils se font remarquer parce qu'ils sont très longs et pelotonnés sur eux-mêmes. Il en résulte que, sur une même coupe, on les voit *sectionnés dans toutes les directions*, ce qui fait que la couche présente un aspect tout spécial qui ne s'observe jamais dans la portion glandulaire proprement dite de l'organe.

De plus, chacun de ces tubules comprend deux portions : une *interne ou terminale*, assez longue et constituée par des cellules à cytoplasme granuleux sans dépôt brillant; l'autre *externe*, dont les cellules gonflées d'albuminoïdes possèdent les mêmes caractères que dans la région moyenne.

La première, l'interne donc, s'ouvre à la surface de la couche épithéliale.

Cette couche présente également des plis nombreux, qui correspondent probablement aux bourrelets longitudinaux de la région moyenne; mais ils sont beaucoup plus irréguliers, quoique affectant en général une direction radiée. Il est bon de remarquer que leur revêtement épithélial n'est plus cilié et qu'ils s'effacent insensiblement à la limite de cette aire spéciale que nous venons de décrire. Quand l'organe est à l'état de contraction, ces plis sont très apparents, mais ils disparaissent complétement quand l'ampoule est dilatée, soit artificiellement par une injection, soit naturellement par les œufs.

On voit, FIG. 11, que l'épithélium est vibratil. Dans toute la portion inférieure de l'ampoule, la couche épithéliale est formée par une couche d'une seule cellule d'épaisseur; on y voit des cellules vibratiles à côté de cellules caliciformes réparties irrégulièrement et en nombre sensiblement égal. Considérés en eux-mêmes ces éléments n'offrent aucun détail spécial à signaler.

*Bufo vulgaris.*

Cette espèce diffère très peu de la grenouille au point de vue histologique.

Nos FIG. 48 et 49 donnent une idée de l'aspect général de certains éléments constitutifs de leurs oviductes.

La FIG. 48 représente un tubule glandulaire pris dans la portion conique située à l'union de la partie moyenne avec la partie inférieure. De chaque côté de ce tubule on remarque la section de deux bourrelets longitudinaux voisins. Ces replis se poursuivent en s'irradiant dans l'ampoule inférieure beaucoup plus loin que chez la grenouille.

La partie glandulaire de ces tubules diminue insensiblement vers le bas; la transition entre les deux portions de l'oviducte ne se fait donc pas brusquement.

L'extrémité inférieure des bourrelets ne pend pas librement dans la cavité, et ils restent formés, comme dans la portion moyenne, de cellules vibratiles et de cellules caliciformes.

Les bourrelets moteurs dans la partie supérieure de la portion glandulaire *B* sont exclusivement composés de cellules épithéliales à cils vibratils, FIG. 42.

Dans la tunique conjonctive de la portion glandulaire *B*, il y a une couche de fibres musculaires, mais elle est mince.

*Alytes obstetricans.*

Cette espèce, si intéressante, au point de vue de ses mœurs, est assez remarquable aussi au point de vue histologique.

Les cellules en général y présentent un facies particulier, difficile à définir; elles fournissent des préparations plus nettes que chez le *Bufo* et la *Rana*. La partie moyenne ou glandulaire de l'oviducte est remarquable avant tout par la présence d'une tunique de fibres musculaires lisses, assez épaisse, FIG. 56.

Rappelons en effet que nous n'avons pas trouvé de fibres musculaires chez le *Bufo* et la *Rana*, si ce n'est à la partie supérieure évasée de l'oviducte.

Chez l'*Alytes*, au contraire, cette tunique se poursuit sur toute la longueur de l'organe. Elle est formée surtout d'éléments circulaires. Quelques rares fibres longitudinales s'observent aussi sur des coupes transversales de l'organe.

La région glandulaire se divise en trois parties, qui se distinguent entre elles par la structure de leur couche épithéliale.

La partie supérieure et la partie moyenne portent à la fois des plis longitudinaux et des tubules cylindriques. L'inférieure est dépourvue de tubules, mais elle possède encore des bourrelets longitudinaux.

Disons quelques mots de chacune de ces régions de la portion moyenne.

a) Partie supérieure. Elle est tapissée de tubules glandulaires courts et larges. Les bourrelets *ciliés longitudinaux* y sont très peu développés; du moins les cellules à cils vibratils y sont clair-semées.

Notre fig. 53 montre qu'ils portent non seulement des cellules vibratiles, mais encore des *cellules sécrétantes*. Mais celles-ci ne présentent pas les caractères ordinaires des cellules caliciformes, comme celles que nous avons signalées au même endroit chez la grenouille et le crapaud; elles sont absolument semblables aux cellules des tubules. Les tubules eux-mêmes sont constitués comme chez la grenouille et le crapaud vulgaire. Notons simplement que leurs cellules, qui présentent également un centre d'irradiation réticulé, sont moins larges, moins tubulaires que dans ces espèces, ainsi qu'on peut s'en assurer en comparant leurs diverses dimensions dans les coupes longitudinales et transversales.

*Ainsi donc il y a dans cette région des bourrelets longitudinaux, comme chez les autres anoures décrits*, mais ils sont moins saillants, pauvres en cellules vibratiles et envahis par les cellules sécrétantes des tubules.

Les cellules vibratiles si remarquables de l'oviducte des batraciens, en général, présentent dans cette région plus d'intérêt que partout ailleurs, fig. 53.

Les cellules voisines, gonflées d'albuminoïdes, leur font souvent subir une compression très violente; elles prennent alors une forme évasée parfois très étrange. Leur plateau cilié s'étale au-dessus de la surface des cellules voisines.

b) Partie moyenne. Dans la région moyenne, on voit d'abord le diamètre des tubules se réduire énormément : ce fait ressort de la comparaison des fig. **53** et **54**, qui ont été prises avec le même grossissement. De plus, les bourrelets longitudinaux sont beaucoup plus saillants et formés exclusivement de cellules vibratiles, fig. **55**.

Les cellules épithéliales des tubules ont à peu près la même forme que dans la région supérieure; mais elles y sont beaucoup plus petites, fig. **53** et **54**. Elles présentent d'ailleurs un aspect différent et sont beaucoup moins gorgées d'enclaves albuminoïdes.

Signalons cependant parmi elles certains éléments plus volumineux disséminés irrégulièrement et paraissant, au contraire, fortement gorgés d'enclaves. On les observe aisément dans les coupes, grâce à la coloration moins intense qu'ils prennent en présence des réactifs colorants, fig. **54**, et à leur aspect moins granuleux.

Telle était du moins la structure de cette région dans les quelques crapauds accoucheurs que nous avons pu étudier tardivement, précisément au moment de la ponte. Nous n'avons donc pu suivre, comme dans les autres espèces, les diverses modifications qu'elles subissent pendant les diverses périodes de leur vie.

c) Partie inférieure. Enfin cette région inférieure de la portion glandulaire se caractérise, avons-nous dit, par l'absence complète de tubules, fig. **58**. Les cellules glandulaires de cette partie *c* de *B*, sont beaucoup plus claires, elles ressemblent aux cellules caliciformes des bourrelets, et on ne trouve dans les enveloppes ovulaires aucune trace de leur secretum.

Les bourrelets y existent seuls; ils y sont même assez développés et souvent plus saillants que ceux de la fig. **58**.

On ne peut les considérer comme de simples replis qu'une dilatation modérée du tube ferait disparaître. En effet, le tissu fibreux de la couche conjonctive y pénètre, leur fournissant un soutien et des vaisseaux sanguins propres.

Ces plis n'intéressent nullement la surface externe de l'oviducte. On peut arriver à l'aide d'une dilatation violente à les faire disparaître complétement, mais alors encore ils restent visiblement indiqués par des saillies longitudinales dues à la hauteur assez grande des éléments épithéliaux qui les constituent. Ceux-ci sont de deux sortes : des cellules vibratiles et des cellules glandulaires.

Les premières ressemblent fort aux cellules vibratiles de la région inférieure; les secondes sont très semblables aux cellules sécrétantes de la région moyenne. Comme dans la portion supérieure, elles envahissent presque tout le bord arrondi des bourrelets. Les cellules vibratiles, comprimées par leurs voisines, sont presque aussi nombreuses dans les sillons que sur les bourrelets, FIG. **58**.

Rappelons que ces trois régions possèdent une tunique de fibres musculaires lisses, comme toutes les autres parties de l'oviducte, FIG. **58**.

C. *Portion inférieure.*

La région tout à fait inférieure, nous voulons dire le renflement voisin du cloaque, ne contient plus de fibres lisses dans sa paroi, FIG. **56**.

L'épithélium qui en tapisse la surface interne, est bien différent de celui des régions supérieures; il est pavimenteux et entièrement aplati.

La FIG. **56** représente la transition brusque des deux épithéliums vers l'embouchure supérieure de l'ampoule utériforme.

REMARQUE. Cette structure de la dernière portion de l'oviducte est peut-être de nature à modifier la manière de voir que nous avons exprimée plus haut au sujet de la correspondance des diverses parties de l'oviducte chez les trois espèces d'anoures que nous avons étudiées.

L'épithélium du renflement inférieur de l'*Alytes* est si différent de celui de la partie renflée des deux autres espèces, qu'on peut se demander si ce renflement est bien, comme chez celles-ci, une *dilatation de l'oviducte.*

N'est-il pas plutôt une dilatation du cloaque? Son épithélium ressemble en tous cas beaucoup plus à celui du cloaque qu'à celui des parties situées plus haut.

Mais cette considération n'est pas de nature à trancher cette question, que l'étude du développement de ces organes pourrait seule élucider.

*Triton punctatus.*

A. *Portion supérieure.*

La partie supérieure de l'oviducte diffère peu de celle des anoures.

L'entonnoir est plissé et tapissé d'un épithélium vibratil cuboïde, FIG. **57**.

Les cellules sont pourtant un peu plus aplaties que chez les anoures.

La paroi comprend en outre une couche péritonéale et une couche conjonctive, dans laquelle est incluse une couche de fibres lisses circulaires et longitudinales.

B. *Portion moyenne.*

Elle se distingue au contraire d'une façon bien nette de la portion correspondante des autres espèces. Ses caractères différentiels sont les suivants :

La couche épithéliale est entièrement dépourvue de tubules glandulaires; c'est une surface plissée sans recessus en cul-de-sac, FIG. **59**.

Les plis qu'elle porte sont irréguliers et ne correspondent nullement aux bourrelets ciliés des anoures; ceux-ci sont réguliers et persistants. De plus, les cellules vibratiles ne sont pas localisées sur les bords de ces plis; elles sont répandues irrégulièrement sur toute la surface et disséminées entre les éléments glanduleux, FIG. **60**.

Enfin il faut ajouter à cela que cette portion possède une tunique de fibres musculaires lisses sur toute sa longueur, comme chez l'*Alytes*. Un fait qui distingue encore le triton des anoures (grenouille et crapaud), c'est l'état variable de développement dans lequel on trouve les *cellules sécrétantes*.

Suivant les divers points de l'organe que l'on considère, on les trouve plus ou moins gorgées de substances albuminoïdes.

Bien plus, comme dans l'*Alytes*, dans un seul pli on constate souvent que des éléments placés côte à côte sont très inégalement développés, FIG. **66**.

Nos figures mettent en relief cette particularité. Ainsi les FIG. **62**, **63**, **64**, **65**, **66**, représentent en section transversale, des plis dont les cellules sont à des stades successifs de leur évolution. Elles appartiennent à des coupes prises à des niveaux différents de la portion moyenne d'un même oviducte.

Dans la FIG. **63**, les cellules paraissent dépourvues de tout dépôt. Dans la FIG. **64**, elles en sont modérément gorgées.

La FIG. **61** montre des cellules, dont la partie externe voisine de la lumière du tube paraît seul gorgée, fait qui semblerait indiquer que le dépôt dans ces cellules ne se fait pas simultanément dans tout le corps cellulaire, mais marche de l'extrémité libre vers l'extrémité fixée où gît le noyau.

Les FIG. **62** et **62**$^{bis}$ au contraire représentent des plis sectionnés à peu près au même niveau dans la région inférieure.

Leurs cellules s'y montrent aussi à des stades différents de leur évolution.

Notons d'abord que dans la FIG. **66** les éléments glandulaires sont les uns très gorgés, les autres presque exempts de dépôt. Ceux qui sont remplis sont beaucoup plus volumineux que ceux de la FIG. **62**; ceux-ci, plus petits, montrent très distinctement les sphérules albuminoïdes, comme on l'observe souvent au début de l'accumulation. Nous avons déjà dit que plus tard toute la masse déposée tend à se fusionner, et qu'il devient difficile et même impossible de distinguer les sphérules après l'emploi des réactifs; à frais on les découvre facilement.

Nous reviendrons plus tard sur ces particularités, en étudiant les modifications de l'oviducte au moment du passage des œufs et après la ponte.

A quoi tiennent les différences observées aux divers endroits de l'oviducte? Cet organe doit-il être divisé en régions distinctes? ou bien les différences qu'on observe tiennent-elles à ce fait que les éléments glandulaires ne fonctionnent pas tous au même moment, mais successivement les uns pendant une des pontes partielles, les autres pendant la suivante? Et ceux qui ont fonctionné, se régénèrent-ils et se gorgent-ils de nouveau pendant que les autres déversent leurs produits?

La chose est plus difficile à déterminer qu'on ne pourrait le croire. Il nous paraît à peu près évident pourtant que la région moyenne, à laquelle appartiennent nos FIG. **63**, **64**, **65**, se distingue toujours des parties supérieure et inférieure de la même portion glandulaire, par la forme plus caractérisée de ses replis et par la rareté de ses éléments vibratils.

Rappelons que l'oviducte des tritons ne se renfle pas au voisinage du cloaque, et que la muqueuse conserve jusqu'en bas les caractères qui s'observent dans les FIG. **66** et **62**. Les cellules vibratiles y sont aussi abondantes qu'à la portion supérieure.

C. *Portion inférieure.*

Elle est très courte et l'épithélium est pavimenteux, comme dans l'ampoule inférieure de l'*Alytes*.

## III.

## PHYSIOLOGIE

Nous avons décrit jusqu'ici, au point de vue anatomique et histologique, l'oviducte des batraciens considéré au moment de la maturité sexuelle ou pendant son développement, mais toujours en dehors de la reproduction, c'est-à-dire *l'oviducte à l'état statique*.

Dans les pages qui suivent, nous exposerons les observations que nous avons faites sur les modifications qu'il subit pendant le passage des œufs à travers sa lumière, c'est-à-dire l'oviducte pendant qu'il fonctionne, *ou à l'état dynamique*. Nous ne pouvons séparer de cette étude l'exposé des observations que nous avons faites sur les phénomènes de l'exode des œufs.

### *Rana temporaria.*

*Chute des œufs.*

Les œufs, avons nous dit, sortent de l'ovaire par sa surface externe; ils tombent directement dans la cavité péritonéale, et non dans la cavité ovarique qui est close.

La FIG. **98** rend compte du phénomène : on y voit un œuf à maturité contenu dans son enveloppe conjonctive et très saillant dans la cavité de l'ovaire.

Du côté du péritoine on constate au niveau de l'œuf une petite dépression lunulaire. La paroi du follicule ovulaire y est fort mince; il est donc naturel que l'œuf, rencontrant de ce côté la moindre résistance, se déchire au niveau de la lunule et l'élasticité de la paroi conjonctive projette l'œuf au dehors; c'est une véritable déhiscence.

Au surplus, la chute directe des œufs dans le cœlome, nous l'avons dit plus haut, est un fait notoire et admis. Nous avons tenu pourtant à donner quelques détails positifs à ce sujet en étudiant l'ovaire, et aussi à constater *de visu* la présence des œufs dans la cavité péritonéale.

Cette dernière observation, quoique très simple, n'est pas aisée. On doit parfois sacrifier un grand nombre d'individus à l'époque de la ponte, avant de surprendre les œufs dans le péritoine. Ou bien il est trop tôt, et les œufs sont encore dans l'ovaire; ou bien il est trop tard, ils ont déjà traversé le péritoine et l'oviducte, et se sont entassés dans la poche

inférieure. Nous en concluons que le passage des œufs à travers le péritoine est de peu de durée et que leur élimination est poussée rapidement. Nous pouvons même préciser davantage : *le passage des œufs à travers le péritoine ne dure guère plus de deux heures.*

Cela ressort d'une observation faite au printemps dernier. Ayant reçu une grande quantité de grenouilles accouplées fraîchement capturées, nous en ouvrîmes sur le champ un nombre considérable, sans constater une seule fois la présence des œufs dans le cœlome. Ce fait démontre d'abord que l'accouplement a lieu assez longtemps avant la déhiscence des œufs.

Deux heures après, un grand nombre de grenouilles furent de nouveau sacrifiées; mais, cette fois, au contraire, tous les œufs avaient déjà traversé l'oviducte. Sur 250 couples, pas une seule femelle ne les contenait encore dans le péritoine.

Cette observation nous paraît concluante et importante.

Nous avons fait ces recherches de jour et de nuit, et nous n'avons pas de raison d'admettre que la chute des œufs se fait plutôt à un moment qu'à un autre.

Nous avons cherché aussi à constater si le mâle pendant l'accouplement prolongé a une action quelconque sur la déhiscence ovarique. Jusqu'ici nous n'avons obtenu la preuve de cette action; mais toutes nos observations en laissent subsister la possibilité.

Nous savons que l'accouplement précède la ponte de 24 à 48 heures. Nous savons aussi que cette intervention du mâle n'est pas indispensable : nous avons trouvé plusieurs fois en effet les œufs tombés de l'ovaire chez des grenouilles qui n'avaient pas été accouplées. Voici, croyons-nous, l'explication la plus plausible qu'on puisse donner de son intervention.

Il paraît évident, étant donnée la disposition des œufs mûrs dans la paroi, que toute pression exercée sur l'organe est de nature à exercer des tiraillements sur la lunule folliculaire et à provoquer la déhiscence.

De plus il n'est pas impossible que la compression produite par les pattes antérieures du mâle dans la région du cœur et des gros vaisseaux, ne provoque une stase sanguine dans la circulation abdominale. De fait nous avons toujours remarqué que les ovaires, au moment de la ponte, sont gorgés de sang. Or il est très possible que l'élévation de la pression dans les vaisseaux et la dilatation de ceux-ci aient pour effet d'exercer des tractions sur la paroi du follicule et de contribuer à sa déhiscence. Cependant cette action est bien plus évidente chez les animaux à ovaire massif, comme les mammifères, que chez les batraciens, où il est membraneux.

En résumé le mâle peut aider à la déhiscence en comprimant les tissus de l'ovaire et peut-être en y produisant une élévation de la pression sanguine. Mais nous savons que son intervention n'est pas indispensable et par conséquent qu'on ne peut chercher dans la nécessité de son action l'explication complète de la durée prolongée de l'accouplement chez ces animaux.

*Cheminement des œufs.*

Chacun sait que l'œuf de grenouille s'entoure d'une enveloppe albuminoïde pendant son acheminement dans le large et flexueux oviducte de ces animaux. On n'ignore pas non plus que cette substance est produite par les cellules épithéliales qui tapissent les parois de ce tube.

Neumann et Grunau, Böttcher, Loos, Stüve ont étudié ces cellules; d'autres auteurs en ont parlé accidentellement. Les observations personnelles que nous avons exposées plus haut, et les remarques critiques que nous y avons jointes ont apporté à leur sujet quelques données supplémentaires ou correctives.

On trouve aussi dans les auteurs certaines considérations éparses sur les phénomènes mécaniques du cheminement des œufs. Ici encore nous allons tâcher de compléter ces notions, qui sont presque tombées dans le domaine public de la science, en décrivant, comme nous le concevons, d'abord le cheminement et ensuite les modifications que subissent, pendant qu'il s'effectue, les parois de l'oviducte d'une part, et les œufs avec le produit sécrété d'autre part.

*a) A travers le péritoine.* Comment les œufs, tombés de l'ovaire, dispersés dans le cœlome, peuvent-ils gagner l'orifice relativement étroit de l'oviducte ?

Lataste (1) a cherché à éclaircir ce point, néanmoins on est encore loin de connaître exactement les moments mécaniques de ce phénomène; mais plusieurs considérations en rendent compte assez nettement.

1° Le cœlome est en somme une cavité bilobée en haut.

L'estomac et les ligaments mésentériques la divisent partiellement en deux compartiments; plus haut le cœur et ses enveloppes séparent ceux-ci

(1) Lataste : *Essai d'hybridation chez les Batraciens*; Bulletin de la société zoolog. de France, Volume 3, 1878.

d'une façon complète. Or c'est au sommet de ces compartiments que se trouvent de chaque côté les entonnoirs de l'oviducte.

2° Grâce à cette disposition de la cavité pleuro-péritonéale, on conçoit déjà que si les œufs sont dirigés par une force quelconque vers le haut, ils finiront par s'accumuler dans les deux lobes supérieurs, et seront conduits naturellement vers l'orifice infundibuliforme qui termine ces lobes.

3° Cette force n'est pas nettement définie; on peut toutefois soupçonner l'intervention de trois facteurs différents pour la développer :

*a*) La presse abdominale. Roesel (1) a déjà parlé de contractions violentes de la paroi abdominale, se produisant au moment où les œufs lui paraissent devoir s'engager dans l'oviducte; nous n'avons pas eu l'occasion de vérifier ce fait.

*b*) Les cils vibratils répandus un peu partout dans le péritoine, surtout dans la partie supérieure. L'intervention des cils vibratils dans le transport des œufs à travers le péritoine est mise hors de doute par l'observation suivante. Nous avons constaté souvent sur des crapauds éventrés, dont la cavité péritonéale était remplie d'œufs libres, qu'après quelques heures les œufs avaient pour la plupart abandonné le péritoine. Or dans ces cas la pression abdominale était détruite par l'éventration et le phénomène ne peut être expliqué que par l'action motrice des cils vibratils.

*c*) Peut-être l'action du mâle dans l'accouplement. Ceci est loin d'être démontré. Cependant nous sommes porté à admettre que la pression exercée par les membres supérieurs du mâle sur l'abdomen, à peu près au niveau de l'embouchure supérieure des oviductes, est de nature à chasser les œufs dans le cul-de-sac supérieur du péritoine. Lataste admet cette action et ajoute que cette pression a peut-être pour effet d'empêcher les œufs de s'engager sous le foie. Nous sommes de son avis quant à l'utilité que pourrait avoir cette action, mais nous ne pouvons la considérer comme une condition nécessaire, car, comme nous l'avons déjà dit, nons avons vu des grenouilles pondre sans jamais avoir été accouplées.

Remarque. Rapportons ici une observation de Van Bambeke (2). Ce savant a observé en captivité des mâles de *Pelobates* accouplés à des

(1) Roesel : *Historia Ranarum nostrarum*; Leipzig, 1752.

(2) Van Bambeke : *Recherches sur l'embryologie des batraciens*; Bulletin de l'Académie Royale de Belgique, 1865.

femelles de grenouilles. Or ces dernières moururent sans pondre. Van Bambeke ne nous dit pas si les œufs de ces femelles sont restés dans le péritoine ou bien dans la partie inférieure de l'oviducte.

En tous cas, la position spéciale des pattes du pelobate mâle, qui compriment la femelle très bas, sous les aînes, nous fait bien concevoir l'impossibilité de la ponte dans ces conditions. L'embrassement, ainsi fait, est un obstacle mécanique à la sortie des œufs qui sont amassés dans l'ampoule utériforme (1).

b) *A travers l'oviducte.* Quel que soit le mécanisme qui fait avancer les œufs dans l'extrémité du lobe supérieur de la cavité pleuro-péritonéale, il paraît évident que c'est surtout aux cils vibratils qu'est due leur progression vers l'extérieur.

Sans doute, la même pression qui, agissant de bas en haut, les a amenés dans ce lobe du cœlome, peut contribuer à les faire marcher quelque temps dans les premières parties de l'oviducte par une sorte de vis a tergo. Peut-être aussi les fibres musculaires lisses, que nous avons signalées dans la paroi même de l'entonnoir, agissent-elles dans le même sens. Mais dans notre opinion les cils sont les seuls moteurs à travers les sinuosités de la portion moyenne. On ne peut en effet recourir à des contractions péristaltiques de la paroi pour expliquer leur progression, pour la bonne raison qu'il n'y existe pas de fibres musculaires circulaires (à peine avons-nous constaté des traces d'éléments longitudinaux très douteux). C'est même un fait qui nous a étonné beaucoup au début de nos études, que ce manque de contractibilité de la paroi de l'oviducte, mais il est indéniable. Nous sommes persuadé aussi que la pression exercée par les pattes antérieures du mâle, est incapable de faire avancer les œufs plus loin que le pédicule de l'entonnoir. Elle les écraserait et les réduirait en bouillie, plutôt que de les y pousser dans la lumière étroite et réduite à une simple fente virtuelle de la partie glandulaire.

Quant à la presse abdominale, on ne peut pas l'invoquer avec plus de raison; au contraire, cette pression en refoulant les viscères ne pourrait que comprimer aussi les oviductes et ajouter un nouvel obstacle à la progression des œufs dans la partie moyenne. Au surplus l'importance de l'action

(1) Nous avons observé le même cas d'accouplement hybride sur des animaux libres dans un ruisseau. C'étaient des mâles de *Bufo* accouplés à des femelles de *Rana temporaria*. Mais nous n'avons pas de données sur les résultats de cet accouplement.

des surfaces ciliées, en général, est suffisamment établie, pour qu'il soit superflu d'en démontrer la réalité dans l'oviducte. Nous croyons donc pouvoir affirmer que les cils vibratils seuls font mouvoir la colonne des œufs à travers l'oviducte.

Nous avons dit que la face interne de l'oviducte n'est pas entièrement et uniformément recouverte de cils. Les cellules ciliées sont disposées sur des bourrelets séparant les orifices alignés des tubules glandulaires. Cette surface est donc divisée en une infinité de bandes ciliées, que nous avons cru pouvoir à juste titre dénommer *bandes motrices*, et de bandes non ciliées ou sécrétantes.

Les œufs, après avoir parcouru la portion moyenne ou sécrétante, ne passent pas immédiatement dans le cloaque; tant s'en faut, ils s'accumulent dans l'ampoule utériforme, si nettement marquée, que nous avons étudiée précédemment. Sans aucun doute ils peuvent y séjourner longtemps. On s'en assure en faisant de véritables hécatombes de grenouilles à l'époque de la reproduction. En effet le cas le plus fréquent que l'on ait à noter, est celui des femelles à vésicule inférieure gonflée d'œufs. Du reste il n'est pas même nécessaire d'ouvrir l'animal pour constater si les œufs n'ont pas encore quitté l'ovaire ou s'ils sont déjà dans la dilatation inférieure. Avec un peu d'habitude, on y arrive, grâce au simple toucher de l'abdomen. De plus, une légère pression sur le milieu du ventre, au-dessus de la saillie ronde formée par les poches dilatées, suffit, dans le dernier cas, pour faire sortir des œufs par l'orifice cloacal.

Mais les œufs n'arrivent pas seuls dans ce réceptacle; ils y pénètrent munis d'une enveloppe de nature albuminoïde, qui n'est autre que le produit des cellules glandulaires. Nous dirons un mot plus loin de l'état de ce produit, pendant qu'il est encore contenu dans ce canal et de son sort ultérieur; occupons nous maintenant des modifications de la paroi de l'oviducte.

*Modifications des parois pendant le passage de l'œuf.*

L'arrivée des œufs dans l'oviducte a pour premier effet d'en dilater la lumière et d'en étaler plus ou moins les plis longitudinaux. Vers le même moment, nous ne disons pas au même moment, les éléments glandulaires entrent en activité et commencent à déverser leur produit albuminoïde dans la lumière du canal.

Bandes motrices. Les bourrelets ciliés, pendant le passage de l'œuf, perdent de leur hauteur et peuvent même s'aplatir complétement dans les endroits où le calibre du tube est faible. Les fig. **71**, **72**, **75** représentent deux stades de cet effacement. Remarquons que c'est dans les endroits où la lumière est étroite, et où l'œuf par conséquent a plus de peine à passer, que les bandes se trouvent précisément plus étalées. Il en résulte qu'en ces endroits les cils des cellules médianes ou marginales du bourrelet ne sont pas les seules à battre l'œuf; les cellules latérales, qui précédemment ne pouvaient l'atteindre, peuvent alors agir sur lui comme leurs voisines. En résumé : *là où l'œuf doit éprouver plus de résistance à passer, il subit précisément l'action d'un plus grand nombre de cils moteurs*. Notons que l'épithélium qui recouvre les bandes motrices subit aussi quelques changements pendant la période de reproduction.

Un certain nombre de cellules ciliées s'y remplissent de substance albuminoïde, comme celles des tubules. Pendant le passage des œufs, elles s'ouvrent et déversent leur contenu directement dans la lumière de l'oviducte. Beaucoup d'entre elles prennent alors un aspect assez semblable à celui des vraies cellules caliciformes; cependant nous n'y avons pas découvert de masse albuminoïde limitée, ni de membrane bien nette autour de la masse muqueuse. Les éléments ciliés devenus glandulaires sont les plus abondants à la partie inférieure de l'organe.

Bandes sécrétantes. Nous avons dit que les cellules glandulaires commencent à sécréter vers le moment de l'entrée des œufs. Elles le font déjà *avant* le passage de ceux-ci à leur niveau; c'est un fait, car on trouve ordinairement un cordon de substance très épaisse plus bas que les premiers œufs.

On peut se demander quelle est la cause qui met ces cellules en activité et les détermine à évacuer le contenu qui s'y est accumulé pendant si longtemps.

Ce n'est certes pas la dilatation de la paroi, ni la pression exercée par l'œuf lui-même, puisqu'on trouve déjà leurs produits dans la lumière des régions situées en dessous de la tête de la colonne.

On peut en voir des causes dans :

1° La *maturité*. A un moment donné la membrane cèderait; la déhiscence serait naturelle et sans cause extrinsèque;

2° *Les contractions de la presse abdominale;*

3° Une *compression* produite par la *turgescence des vaisseaux sanguins*. La *congestion* de l'oviducte : la couleur rosée qu'il prend alors suffit pour témoigner de l'afflux du sang qui s'y produit.

Venons-en au phénomène de la sécrétion elle-même.

Le déversement de la substance accumulée dans le cytoplasme est direct. La membrane qui primitivement formait la face libre de la cellule, crève, se déchire, disparaît et le contenu s'écoule. Nos FIG. **48**, **49**, **71** à **75** représentent de beaux exemples de cellules saisies au moment même de l'excrétion. Partout on y remarque que la face libre des cellules est entièrement dépourvue de membrane, et que le contenu clair fait largement hernie dans la lumière du canal.

Nous le répétons, ces cellules sont *largement béantes* et leur face externe est dépourvue de membrane sur toute son étendue.

Nous pensons donc que STÜVE (1) s'exprime d'une façon peu exacte en disant que les cellules portent un trou rond sur leur face libre. C'est aussi s'imposer peu de rigueur dans l'emploi des termes que d'appeler ces éléments cellules caliciformes, ainsi que le font BÖTTKER, NEUMANN et GRUNAU.

Le terme cellule caliciforme dans son sens primitif, qui paraît être conservé dans les travaux de LIST (2), désigne une cellule qui est devenue le siège d'une accumulation de substance albuminoïde. Mais cette substance est localisée du côté de l'extrémité de la cellule sous la forme d'*une masse ovoïde* entourée d'une membrane spéciale. A un moment donné, il se produit une rupture de la membrane cellulaire, d'où résulte un trou rond, par lequel le contenu de la capsule peut s'écouler à l'extérieur. A ce moment la cellule revêt la forme d'un calice rempli de la substance muqueuse, le fond du calice, étant représenté par la partie postérieure de la capsule. Elle mérite donc vraiment le nom de cellule caliciforme.

Dans les cellules de l'oviducte au contraire la matière albuminoïde envahit presque tout le cytoplasme; une très faible portion voisine du noyau reste seule réticulée.

Cette substance ne forme du reste jamais une masse sphéroïdale bien circonscrite dans le cytoplasme; il n'y a *pas de capsule qui la contienne*. Le dépôt se fait en une infinité de petites sphérules, qui se fusionnent

(1) STÜVE : loc. cit

(2) LIST : loc. cit.

ensuite plus ou moins, après s'être accrues et repoussées mutuellement. Enfin, lorsqu'elles sont débarrassées de leur contenu, les cellules ne ressemblent nullement à des calices, ainsi que nous ne tarderons pas à le voir.

Il va sans dire que nous n'attachons pas une importance exagérée à l'emploi rigoureux de ce terme dans le sens que nous venons de définir. Mais nous avons cru bon, en le faisant, d'attirer l'attention sur les caractères de nos cellules appelées caliciformes par plusieurs auteurs, et de mettre en relief ceux d'entre ces caractères qui les distinguent des éléments méritant réellement ce nom.

*Modifications des œufs et du produit sécrété.*

Deux éléments traversent l'oviducte : les œufs et le produit albuminoïde déversé par les tubules et par celles d'entre les cellulles des bandes motrices qui sont devenues glandulaires.

1° Les œufs. Au moment où ils pénètrent dans l'oviducte, ils sont sphériques et nus; arrivés dans le cloaque, ils sont encore sphériques, mais entourés d'une enveloppe albuminoïde.

Au cours de leur passage dans l'étroite lumière de l'oviducte, ils prennent des formes irrégulières surtout au sommet des replis.

L'œuf n'est pas en effet une masse rigide dans sa forme; il est au contraire très souple; on perd ordinairement ce fait de vue.

Nous avons constaté qu'il s'allonge parfois très notablement en s'amincissant d'autant et en prenant une forme cylindrique. Il en résulte qu'il peut passer à travers l'oviducte sans le dilater pour cela au point de donner à sa lumière un diamètre égal à celui qu'il possède lui-même au moment de la déhiscence ovarique.

L'œuf traverse donc plus facilement l'oviducte que ne le ferait un corps solide de même diamètre. Il n'y roule pas comme un grain de plomb : il y glisse, autant qu'il roule, en se moulant plus ou moins sur la forme du canal, qu'il dilate le moins possible.

2° Produit sécrété. Nous avons vu que les cellules tubulaires déversent directement leur produit dans la lumière des tubules. Chacun de ceux-ci contient donc à un moment donné un petit courant de substance visqueuse. Nous ne pouvons faire que des hypothèses assez vraisemblables sur la force qui chasse ce courant hors des tubules.

Sa progression n'est pas un simple écoulement, car sa consistance est loin d'être fluide, elle est même assez ferme.

La dilatation du tube de l'oviducte par l'œuf ne peut pas être invoquée seule, car nous avons vu souvent que la lumière de l'oviducte contient un tronçon de colonne albuminoïde sans œufs et précédant les œufs.

La *vis a tergo* ne peut l'expliquer non plus, car nous verrons que les cellules diminuent de volume pendant l'expulsion de leur contenu, et que par suite la place ne manque jamais pour le loger.

L'élasticité de la paroi conjonctive de l'oviducte et des tubules intervient probablement.

Quant à la mise en train du phénomène, on peut en voir la cause dans la congestion que subit l'organe à un moment donné, bien qu'on ne puisse faire au sujet du mécanisme de cette action que des hypothèses.

Le produit de sécrétion, arrivé dans la lumière de l'oviducte, se fusionne avec la masse générale que les cils font progresser; il est alors entraîné, tiré hors du tubule, grâce à sa viscosité.

Tout les produits tubulaires se fusionnent donc dans la lumière de l'oviducte en une masse qui se moule sur la forme de celle-ci.

Cette masse contient les œufs qui s'y suivent, d'abord espacés, mais bientôt disposés en colonne serrée sur un seul rang.

Tout ce convoi d'œufs, entouré du cordon visqueux, est entrainé par les cils; il débouche bientôt dans la portion inférieure de l'oviducte, et là, se pelotonne en dilatant fortement ce réceptacle, FIG. 3. Si l'on ouvre en ce moment la poche inférieure, on y trouve les œufs plongés dans une masse visqueuse très ferme qui paraît indivise, comme si toutes les anses du cordon qui convoyait les œufs s'étaient fusionnées en une masse unique. Mais cette fusion n'est qu'apparente, elle paraît due à la présence d'une substance visqueuse déversée par les parties inférieures de l'oviducte, qui englue la masse des œufs, sans se fixer sur eux individuellement.

Lorsqu'on jette cette masse dans l'alcool, elle perd son apparence homogène et l'on y découvre que chaque œuf possède déjà une couche propre.

Si, au contraire, on attend quelque temps, un certain nombre d'heures, nous ne saurions préciser, on trouve, sans faire agir l'alcool, chaque œuf nettement entouré de son enveloppe propre; la masse homogène a disparu. On remarque alors que les divers globules sont pourtant encore soudés chacun avec un ou plusieurs œufs voisins. Mais ces soudures ne s'étendent

pas sur une grande surface et n'ôtent pas à l'enveloppe sa forme sphéroïdale. *Il est impossible*, à ce moment, de *démêler dans la masse de frai, le cordon qui dans l'oviducte logeait les œufs en file.*

Les coupes que nous avons faites dans la partie *supérieure* de l'oviducte nous ont montré les œufs entourés *d'une couche assez mince*, brillante et divisée en de multiples et très fines couches concentriques. Plus bas dans l'oviducte, les œufs se montrent *entourés d'une masse bien plus considérable* de substance muqueuse, et les coupes démontrent que leur enveloppe se divise alors *en deux zones* bien distinctes, formées toutes deux par un grand nombre de couches concentriques, FIG. 88.

L'interne paraît plus homogène, elle est d'une structure finement et régulièrement concentrique, c'est celle qui s'est déposée sur l'œuf *dans la partie* supérieure de l'organe.

L'externe, qui est environ cinq fois plus épaisse que l'interne, est aussi d'une trame beaucoup plus grossière; elle est divisée en couches plus épaisses. La puissance et l'épaisseur des couches est d'ailleurs variable avec les divers points de l'oviducte où on les examine.

Il résulte de cette irrégularité que, vue en coupe, du moins sur les pièces durcies, cette zone paraît parfois constituée par un lacis de fibrilles plutôt que par des couches concentriques.

*En résumé* le produit déversé par les tubules gagne la lumière de l'oviducte et s'y fond en une seule masse. Mais celle-ci ne reste pas longtemps indivise; chaque œuf en prend sa part, en la disposant autour de lui couche par couche, et la divise en sphérules distinctes, quoique suffisamment accolées les unes aux autres pour que, en ouvrant l'organe, on trouve encore le contenu sous la forme d'un cordon continu.

La substance produite par la partie supérieure de l'oviducte paraît différente de celle qui est déposée plus bas, et elle en demeure toujours distincte : chaque capsule se divise en deux zones subdivisées elles-mêmes en couches concentriques. Dans le réceptable inférieur, la chaîne d'œufs encapsulés se pelotonne, et il se produit alors de nouvelles soudures entre les œufs en contact, si bien que la forme funiculaire qu'affecte le frai dans l'oviducte est remplacée par une forme massive et agglomérée irrégulièrement, qu'il conservera après la ponte.

REMARQUE. On peut se demander par quel mécanisme la masse albuminoïde, qui dans l'oviducte formait certainement un cordon ininterrompu,

se divise en capsules distinctes entourant les œufs ? Où gît la cause du phénomène, dans l'œuf, dans le produit de sécrétion ou dans la paroi ?

Sans doute l'œuf étant une cellule vivante peut agir sur le milieu qui l'entoure, et, théoriquement, on ne peut se refuser à admettre que c'est par sa seule activité propre qu'il s'entoure d'une enveloppe taillée dans ce milieu spécial.

Mais nous avons observé un fait qui renverse cette théorie, c'est la rencontre assez fréquente de perles sans œufs. Ces perles, de prime abord, sont tout à fait transparentes, mais si on les plonge dans l'alcool faible, on remarque en leur centre un nodule formé de particules solides, le plus souvent de cellules épithéliales desquammées, FIG. **90**, *pr.*

On doit en conclure que cette substance conserve quelque temps une énergie propre et une tendance à se grouper autour d'un centre. Cette tendance peut être aidée par l'élasticité de la paroi, qui doit exercer sur son contenu une action mécanique, et par l'action des cils vibratils qui, tapissant la poche, font rouler les œufs et contribuent à distribuer à chacun sa part de substance fondamentale. Quoi qu'il en soit, au moment de la ponte, les œufs sont entourés d'une capsule épaisse d'environ 1/3 à 1/2 mill., et c'est elle qui subit, dès que l'œuf arrive dans l'eau, le gonflement rapide que tout le monde connaît.

### *Bufo vulgaris.*

Nous avons étudié les phénomènes qui ont pour siège les organes de la reproduction, pendant leur période d'activité, avec assez de détails, chez la grenouille, pour nous borner à signaler les différences qu'on y observe chez le crapaud vulgaire.

La chute des œufs et leur passage à travers le péritoine ne nous ont présenté aucun détail différentiel.

Le cheminement de l'œuf à l'intérieur de l'organe présente au contraire des différences notables, en rapport avec les différences anatomiques et histologiques que nous avons signalées dans l'oviducte. D'abord les œufs cheminent dans la partie supérieure sur un seul rang, comme chez la grenouille, mais le calibre de l'oviducte, comme nous l'avons dit, va en augmentant vers le bas, de façon que l'organe représente un cône très effilé. Il s'en suit que les œufs se placent bientôt de front, à deux, puis à trois, puis à quatre et plus, FIG. **89**, à mesure que le canal s'élargit.

La FIG. **2** révèle une autre particularité : le frai, au lieu de faire une station prolongée dans la partie inférieure de l'oviducte, ne fait que s'y pelotonner modérément, passe tout droit dans le cloaque et, de là, est expulsé à l'extérieur sans arrêt. Cette figure est fort importante : elle est la représentation de ce que nous avons observé dans la grande majorité des cas. Elle démontre que, si l'accouplement est prolongé chez le *Bufo*, les processus de l'évacuation des œufs sont, au contraire, très rapides et qu'ils ne se divisent pas en périodes bien nettes, séparées par des intervalles de repos, comme chez la grenouille. La déhiscence folliculaire, le séjour dans le cœlome, la traversée de l'oviducte et la ponte sont, pour ainsi dire, simultanés : le péritoine reçoit encore des œufs de l'ovaire, alors que l'orifice cloacal livre déjà passage aux premiers œufs tombés, FIG. **2**.

La dilatation inférieure de l'oviducte n'est donc ici qu'un entrepôt très provisoire. Disons cependant que les œufs peuvent, dans certains cas, y séjourner plus longtemps. Nous avons, en effet, observé une femelle, *qui n'avait pas été accouplée*, dans laquelle tous les œufs, ayant traversé l'oviducte, s'étaient accumulés dans cette dilatation, exactement comme chez la grenouille.

Les modifications de la paroi, dont la structure est si semblable à celle qui a été décrite chez la grenouille, ne nous ont présenté aucun intérêt spécial.

Le contenu de l'oviducte, œufs et produit sécrété, présente au contraire des différences notables.

Il ne se divise pas en sphérules. C'est un fait connu que les crapauds pondent des cordons contenant un chapelet d'œufs disposé diversement suivant les espèces (1).

La structure de ce cordon est mise en lumière par la FIG. **89**. Il est facile d'y découvrir deux parties nettement séparées : une *enveloppe propre à chaque oeuf*, et une *gaîne commune*. La première correspond évidemment à la *zone interne* de l'œuf de la grenouille : elle entoure chaque œuf en particulier. La seconde correspond à la *zone externe* de l'œuf de la grenouille. Mais, au lieu de se diviser, comme chez cette dernière, en capsules distinctes pour chaque œuf, *elle reste indivise* et *telle que les tubules l'ont déversée* dans la lumière de l'oviducte. Ces deux parties du cordon unique présentent en coupe une structure concentrique.

(1) LESSONA : *Studii sugli Amphibii anuri del Piemonte;* Reale Accademia dei Lincei, 1876-1877.

La capsule propre est d'une texture plus fine, semblable en cela à la zone interne de la grenouille; la zone commune est formée de couches plus épaisses et plus irrégulières.

Le cordon à sa sortie ne contient qu'un seul œuf de front, cela tient à la compression qu'il doit subir pour passer dans la papille génitale. Mais une fois qu'il est au repos et non étiré, les œufs se mettent à trois ou quatre de front comme le montre la FIG. **89**.

HERON ROYER (1) a constaté un fait analogue chez le *Bufo calamita*, seulement chez celui-ci, après une quinzaine de jours de développement, l'embryon possède encore son enveloppe muqueuse propre, tandis que chez le *Bufo vulgaris*, les embryons, après un certain temps, c'est-à-dire après avoir consommé la capsule interne, restent enfermés dans la capsule externe comme dans un grand sac allongé, et peuvent même y exécuter leurs premières pérégrinations.

REMARQUE. On se rappelle que nous avons signalé chez le crapaud la réunion des deux oviductes en un *canal unique*, débouchant au sommet d'*une papille*. C'est un fait remarquable que dans ces conditions les deux pontes *conservent leur indépendance*, au lieu de se fusionner en un seul cordon. Le fait est déjà digne de remarque chez la grenouille, où le produit de chaque oviducte forme deux masses distinctes, malgré leur réunion possible et souvent réelle dans le cloaque. Mais ici, outre leur réunion dans cette cavité commune, les deux cordons ont à traverser un tube étroit et un orifice unique et resserré. Ils les traversent le plus souvent ensemble et restent, en ce cas, aussi indépendants l'un de l'autre que lorsqu'ils sortent séparément.

### *Alytes obstetricans.*

Dans cette espèce, nous n'avons pu étudier la ponte, ni les modifications de l'oviducte après la période de reproduction; nous nous bornerons donc à tirer quelques inductions de l'étude anatomique et histologique que nous avons faite de l'oviducte et des œufs pondus.

(1) HERON ROYER : *Sur la présence d'une enveloppe adventice autour des fèces des Batraciens*; Bullet. de la société zoolog. de France, t. 15. — *Accouplement du Bufo et les phénomènes que présentent les cordons d'œufs de cet anoure durant l'évolution de l'embryon*; Même revue, t. 13 — *Observations relatives à la ponte du Bufo vulgaris et aux couches protectrices des Batraciens* Bulletin de l'académie royale de Belgique, t. 10. — *Quelques mots sur les mœurs de l'Hyla arborea veracola Dandon et sur l'accouplement des Batraciens Anoures*; Bulletin Zoolog, 1890. — Deux notes dans les tomes 3-8 de la même Revue : tome 3, 1878; tome 8, 1883.

Nous avons signalé chez cette espèce, si souvent citée pour l'étrangeté de ses mœurs, une particularité remarquable de la structure de l'oviducte : *la présence d'une tunique de fibres musculaires lisses.*

Quel est le rôle de cette tunique, et quelles sont les modifications qu'elle introduit dans le processus de la reproduction?

Nous trouvons dans Brehm (1) une indication qui nous permet de faire ici un rapprochement qui peut-être a sa valeur. Brehm nous apprend, d'après de l'Isle, que la ponte de l'*Alytes* se fait *en deux ou trois lots*. Nous n'avons pu vérifier le fait, n'ayant disposé que de femelles ayant déjà pondu et d'un nombre restreint d'exemplaires.

Mais, s'il est exact, il est intéressant de noter que les tritons, chez qui le frai s'émet aussi par pontes successives, *possèdent également une tunique* de fibres lisses. La présence de ces éléments serait donc liée à la ponte fractionnée et intermittente. On peut faire un rapprochement semblable au sujet de la couche glandulaire. Chez l'*Alytes* comme chez le triton, la portion glandulaire se laisse diviser en *trois régions*, qui se distinguent surtout par le caractère de leurs cellules épithéliales. Cette subdivision, qui n'existe pas ou n'est pas apparente chez les autres anoures, nous paraît être aussi en rapport avec l'intermittence de la ponte et le nombre des couches différentes des enveloppes ovulaires.

Le seul anoure que nous connaissions comme ayant des fibres lisses dans la paroi de son oviducte, présente précisément cette particularité de la ponte, exceptionnelle dans son groupe, et qui devient la règle dans les urodèles munis généralement de ces éléments contractiles.

Notre fig. **92** représente quelques œufs d'*Alytes* pris dans l'amas fixé aux membres postérieurs d'un mâle.

Ils sont reliés entre eux par un filament grêle, mais relativement solide qui se fixe aux deux pôles opposés de l'œuf. L'étude de ce cordon en section n'est pas dépourvue d'intérêt; elle nous a permis de reconnaître la disposition suivante. Chaque *œuf a sa capsule propre* et se trouve *contenu dans une gaine commune*. C'est cette gaine qui, entre les divers œufs, s'amincit en fil. *La capsule propre est fort épaisse*, elle présente une fine striation concentrique très semblable à celle de la *capsule interne des oeufs* de grenouille, mais elle est beaucoup plus puissante et l'emporte au moins du *quadruple sur l'épaisseur de la gaîne commune.*

(1) Brehm : *Merveilles de la nature.* Batraciens.

Il semble que la capsule interne ou membrane individuelle des œufs soit chez tous les batraciens la plus solide des deux enveloppes, et constitue leur principal moyen de protection.

Si elle se développe d'avantage chez l'*Alytes*, c'est que les œufs de cet animal sont beaucoup plus exposés que d'autres. Liés aux cuisses du mâle, ils sont violemment agités à chaque saut qu'il fait, heurtés contre les corps durs et exposés de plus à la dessiccation. Car l'animal possède un régime terrestre et ne va à l'eau que peu d'instants pour se débarrasser du frai, à l'époque où le têtard s'agite déjà dans son enveloppe. Voilà pourquoi la capsule interne s'épaissit. Sa substance est plus dense, moins avide d'eau et se gonfle beaucoup moins que celle des autres batraciens, grenouilles, crapauds et même celle des tritons.

*La gaîne commune plus jaune constitue*, FIG. **87**, *à elle seule le filament grêle*, résistant et souple, *qui réunit les œufs*. Elle est beaucoup plus condensée, on dirait presque de la chitine.

### *Triton punctatus.*

L'ovaire des tritons présente ordinairement un assez petit nombre d'œufs, une vingtaine, parvenus à maturité en même temps; les oviductes en contiennent donc chacun à peu près dix.

Ils tombent un à un dans le péritoine, nous n'en avons jamais trouvé plus de trois libres en même temps. Ils s'engagent dans l'oviducte successivement *se suivant de loin*, FIG. **4**. Les premiers se trouvent arrêtés non loin du cloaque; les autres, continuant à descendre, viennent se tasser contre eux en colonne.

Le fait de la présence d'un aussi petit nombre d'œufs réunis dans le péritoine et du cheminement des œufs isolés l'un de l'autre dans l'oviducte, démontre que la *presse abdominale n'est pas l'agent principal* de la propulsion de ces éléments vers l'entonnoir; cette action musculaire n'aurait *aucune prise* sur une masse aussi peu volumineuse. Les cils sont donc les seuls agents de cette propulsion.

Dans l'oviducte leur action est, au contraire, puissamment aidée, comme chez l'*Alytes*, par la *couche musculaire* de la paroi.

Rappelons que la paroi de l'oviducte des tritons ne possède pas de tubules glandulaires, elle ne présente que des plis longitudinaux.

Au moment du passage de l'œuf, ces plis s'effacent complétement, comme le montrent les FIG. **68**, **69** et **70**; la lumière est à ce moment parfaitement

cylindrique et tapissée par un mur régulier de cellules allongées, qui déversent directement leur contenu sur l'œuf.

Nous avons dit que cette portion glandulaire se divise en trois régions, dont l'épithélium possède des caractères particuliers. Ici, comme chez l'*Alytes*, on peut se demander si chacune de ces régions a pour rôle de préparer une partie distincte des enveloppes de l'œuf. Sans considérer nos recherches comme terminées, nous pensons que tel est bien leur rôle.

Tout d'abord jetons un coup d'œil sur les FIG. **68**, **69** et **70**. Ce sont des coupes transversales de la paroi au moment du passage d'un œuf dans la partie supérieure. Les cellules sont en pleine activité et déversent leurs produits contre l'œuf. Celui-ci pris au moment où il traversait la région supérieure, *a*, est entouré d'une seule enveloppe. Basé sur ce fait, constaté dans la région supérieure, nous pouvons avec assurance attacher aux deux régions inférieures le rôle de préparer une enveloppe distincte.

En effet, les œufs arrivés à la partie inférieure possèdent trois couches distinctes. Si la première est seule fabriquée dans la région supérieure, *a*, il est assez naturel d'admettre que la seconde l'est dans la région moyenne, *b*, et la troisième dans la région inférieure, *c*. Rappelons aussi que l'*Alytes* ne possède en réalité que deux régions glandulaires à tubules, *a* et *b*, et que celui-ci ne possède dans ses enveloppes que deux couches bien marquées. La couche commune jaunâtre sécrétée par la région moyenne, *b*, est la dernière; donc la région inférieure, *c*, ne laisse sur l'œuf aucune trace. En effet, cette région est tapissée surtout par des cellules à cils vibratils et quelques cellules caliciformes, qui ne font sans doute qu'aider le glissement rapide à travers l'organe.

La FIG. **91** représente la section de la couche protectrice de l'œuf; les trois régions y sont visibles, l'interne est épaisse, assez finement striée, c'est-à-dire formée de couches concentriques minces.

La seconde, capsule externe de VAN BAMBEKE (1), est d'une texture semblable mais plus grossière. La troisième, extérieure, possède une structure irrégulière, grumeleuse et fibrillaire. Elle est plissée, du moins sur les objets fixés et ayant passé par l'alcool. A frais, elle paraît plus visqueuse, moins ferme que les deux autres, et semble avoir pour rôle, ou bien de les coller ensemble, pour les tritons qui pondent cinq ou six œufs à la fois

(1) VAN BAMBEKE : *Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens*; Archives de Biologie, tome I, fascicule II, 1880, p 305; Bulletin de l'académie de Belgique, 2e série, t. LXI, p. 97.

comme le *punctatus*; ou bien de les faire adhérer, comme chez le *cristatus*, aux corps étrangers auxquels on les trouve souvent attachés. En effet, celui-ci pond ses œufs isolément et les fixe toujours dans l'anse d'un brin d'herbe recourbé.

Nous avons fait chez le *Triton cristatus* une observation qui a sa valeur au point de vue de la physiologie de l'oviducte.

Un grand spécimen de cette espèce avait été fixé sur le dos dans un baquet à dissection rempli d'eau, et l'abdomen avait été largement ouvert. L'oviducte droit était dégagé; il montrait dans sa partie inférieure, grâce à la translucidité de ses parois, un groupe de cinq ou six œufs accolés et destinés à être pondus prochainement. Le cloaque ouvert nous mettait sous les yeux les deux papilles génitales, FIG. 7. Il nous vint à l'idée de pousser un œuf vers l'orifice de l'oviducte en comprimant sa paroi avec le dos d'un scalpel. Lorsqu'il fut arrivé à un bon millimètre de l'orifice, c'est-à-dire à la base de la papille, nous vîmes tout à coup l'orifice de celle-ci se dilater brusquement et violemment. Presque au même instant l'œuf était saisi par une vive contraction péristaltique de la paroi tubaire et projeté au dehors. Puis l'orifice se referma; le tout avait duré une seconde. Nous répétâmes l'expérience sur les œufs suivants et nous obtînmes avec tous le même résultat.

Il paraît donc exister un mécanisme réflexe comprenant dans un premier temps la dilatation de la papille, et dans un deuxième temps, la contraction péristaltique de sa paroi musculaire et de celles des parties attenantes de l'oviducte. Ce mécanisme serait mis en jeu par le contact de l'œuf avec la paroi de l'oviducte à la base de la papille. L'œuf serait donc expulsé de l'oviducte et poussé dans le cloaque par une action réflexe, semblable à celle qui provoque l'accouchement chez les mammifères.

## IV.

## ÉTAT DES ORGANES APRÈS LA PONTE.

Nous avons parlé des modifications de volume et d'aspect que présente l'ovaire après la chute des œufs chez la grenouille.

L'étude des follicules ovariques après la ponte a été étudiée suffisamment dans beaucoup d'animaux, pour que nous n'ayons pas à nous étendre sur ce sujet; elle ne présente du reste aucun intérêt spécial chez les batraciens.

L'oviducte subit par le passage des œufs à travers sa lumière des modifications profondes chez tous les batraciens; mais beaucoup plus intenses chez les espèces où la ponte se fait en une fois que chez celles où elle est fractionnée.

Chez la *Rana* et le *Bufo vulgaris*, l'oviducte présente aussitôt après le passage de l'œuf un aspect bien différent de celui qu'il avait avant : il est énormément réduit en épaisseur et ses parois amincies et flasques n'ont plus rien qui rappelle leur fermeté et leur turgescence première. Quelques jours après, il prend une *coloration* jaunâtre et l'on observe que l'organe est encore plus aminci qu'au premier moment.

C'est la couche glandulaire qui est le siége des principales modifications.

Voici quelques remarques à ce sujet :

1° Les tubules des anoures ont diminué énormément de volume, ils sont plus courts et plus minces, FIG. **77** et **49**.

2° Leurs parois sont amincies.

3° Leur lumière est souvent béante, FIG. **76**, **79**, **48**, **52**.

4° Leur tunique conjonctive, qui était précédemment mince et distendue, est épaisse, lâche et lacunaire, FIG. **80**, **85**.

5° Leurs cellules épithéliales ont fortement diminué de volume. La plupart sont encore ouvertes à leur face interne. Celle-ci entièrement dépourvue de membrane laisse encore sortir quelques masses muqueuses, irrégulières, entremêlées de filaments déchiquetés, FIG. **52**, **53**, **71**, **72**, **73**, **78**. Aussi les filaments réticulés y sont-ils visibles, bien que leur irrégularité rende leur centre d'irradiation difficile à distinguer.

Combien de temps les cellules restent-elles dans cet état ? Nous ne pourrions le préciser, car ce temps est variable. Des coupes, faites dans l'oviducte vingt jours après la ponte, nous ont montré presque toutes les cellules encore ouvertes. D'autres, au contraire, faites plus tôt ne contenaient déjà plus que des cellules à membrane réparée et complète. Ajoutons que l'on remarque très souvent des cellules qui ont échappé au processus du déversement et qui demeurent gonflées de substance albuminoïde longtemps après la ponte. Les FIG. **79** et **80** en montrent des exemples. On y remarque, à côté de cellules vidées et à membrane déjà reformée, d'énormes éléments clairs, qui n'ont certainement pas déversé leur contenu. C'est surtout vers le fond des tubules qu'on remarque ces cellules retardataires.

Ceci nous donne l'occasion de dire un mot d'une particularité dont nous avons omis de faire mention en parlant de l'entrée en activité de l'organe.

Les cellules les plus voisines de l'orifice des tubules entrent souvent les premières en action, et sont donc les premières vidées. On a cependant rarement l'occasion de constater ce fait, et cela s'explique facilement, puisque l'ensemble des phénomènes du cheminement de l'œuf, ainsi que nous l'avons dit, n'exige guère plus de deux heures pour s'achever. Nous avons cependant surpris des tubules dans lesquels la déhiscence et le déversement n'avaient atteint que la moitié de la longueur du tubule, FIG. **97**.

La cavité glandulaire de l'oviducte ne tarde pas à devenir le siège d'une action réparatrice. Peu à peu les cellules sécrétantes vont reprendre une membrane sur leur face interne, le protoplasme va se nourrir, devenir granuleux et dense, puis enfin recommencer à se gorger de substance albuminoïde. Leur volume diminue encore notablement pendant quelque temps : comparez FIG. **82** et **85**; en même temps la lumière béante se resserre encore davantage, sans toutefois s'oblitérer. En même temps le noyau se déplisse et redevient turgescent; il reprend de bonne heure la forme sphéroïdale un peu allongée qu'il possédait dans le jeune âge de la cellule, FIG. **79**.

Les auteurs nous enseignent que l'oviducte, peu de temps après la ponte, devient le siège de phénomènes de dégénérescence graisseuse. STÜVE et LOOS l'ont constaté une fois. Pour ECKER et WIEDERSHEIM, il ressort de leur manière de s'exprimer qu'ils considèrent ces phénomènes comme constants. Nous n'oserions pas, dans l'état actuel de nos recherches, nous prononcer catégoriquement à cet égard. Disons cependant que la rencontre fréquente de cellules, aussi bien refaites qu'elles l'étaient dans les oviductes qui nous ont fourni les FIG. **79**, **84**, **85**, nous fait croire qu'elles y échappent souvent.

Quoi qu'il en soit, recherchons d'abord quels indices ces cellules donnent de ce que ces auteurs appellent dégénérescence.

Nous en voyons deux :

1° L'apparition de certains granules colorables par l'hématoxyline.

2° Une accumulation de graisse.

Les granules ne paraissent pas avoir été signalés par les auteurs; nous en parlons ici, parce qu'ils sont identiques à ceux qu'on aperçoit dans ce que les anatomo-pathologistes appellent la dégénérescence granuleuse.

Ces granules se colorent fortement par l'hématoxyline. Ils font leur apparition dans les cellules ordinairement avant que la membrane se soit reformée. Ils sont d'abord répandus dans toute la masse du protoplasme, FIG. **83**. Il est certain qu'ils sont évacués, au moins en grande partie, par le

même chemin que la masse muqueuse, c'est-à-dire déversés directement dans la lumière du tubule. On les voit en effet très souvent se masser près de l'extrémité interne, encore ouverte de la cellule; à ce moment la lumière du tubule en contient aussi mêlés à des restes de mucine, FIG. **82**, **85** et **76**. Ces granules s'observent aussi bien dans les cellules du fond des tubules que dans les cellules ciliées des bourrelets, qu'on trouve parfois encore gorgées après la ponte, FIG. **86**.

Quant à la graisse, on l'y trouve deux à trois jours après la ponte et on peut encore en trouver dans les cellules un mois après. Elle s'y présente sous son aspect habituel. Dans certaines cellules nous l'avons vue divisée en nombreux globules si ténus que nous avons douté de leur nature jusqu'au moment où les réactifs microchimiques usuels (acide osmique, anchusine) nous l'eurent révélée. D'autres fois on la trouve en boules plus grosses et bien plus reconnaissables par leur aspect. Elle ne s'accumule jamais au point de transformer la cellule en une simple vésicule contenant une seule masse, comme c'est le cas dans les tissus adipeux proprement dits.

Nous n'avons pas représenté les sphérules de graisse; on ne les distingue que sur des objets frais; cependant la FIG. **81**, qui provient de coupes faites à la paraffine, fait voir distinctement les espaces vides qui logeaient les sphérules.

Ainsi donc les cellules deviennent souvent, sinon toujours, le siège d'un dépôt de granules, dont nous ignorons la nature, puis, un peu plus tard, d'un dépôt de graisse. Les premiers sont éliminés d'ordinaire par voie directe, avant la reconstitution de la membrane sur la face interne du tubule. La graisse, au contraire, s'élimine par résorption, car on constate plus tard sa disparition graduelle à mesure que le travail de réparation s'établit.

A un moment donné, on trouve des cellules remplies d'un cytoplasme granuleux, sombre et plus dense encore que celui des cellules représentées FIG. **84**. Plus tard le dépôt albuminoïde s'y refait; leur volume s'accroît, la lumière des tubules se rétrécit et finit par disparaître; en un mot les cellules reviennent à des états que nous avons décrits précédemment.

REMARQUE. Faisons ici une restriction au sujet du terme dégénérescence. Nous l'avons employé à la suite de LOOS, ECKER, STÜVE; mais nous tenons à ne préjuger en rien sur l'opportunité de son emploi.

En fait, nous n'avons fait que constater l'apparition de certains granules et de gouttelettes de graisse dans le cytoplasme, mais nous ignorons totale-

ment à la suite de quels processus ils y ont apparu. D'autre part, nous voyons bientôt ces corps disparaître et la cellule se rétablir. Dans ces conditions peut-on parler réellement de dégénérescence? C'est peut-être une question de mots, mais nous jugeons utile de dire que, pour nous, la cellule sécrétante de l'oviducte ne dégénère pas du tout.

Elle devient le siège des dépôts dont nous avons parlé, c'est un fait; mais on peut y voir aussi bien, et même beaucoup plus rationnellement, une preuve de son activité, le début du processus inconnu et certainement très complexe du retour de la cellule à son état primitif.

Le terme dégénérescence doit d'autant plus être évité, qu'il est de nature à induire en erreur ceux qui, pénétrés de la théorie du remplacement des cellules sécrétantes, penseraient que les cellules épithéliales de l'oviducte ne fonctionnent qu'une fois, qu'elles dégénèrent complétement et sont éliminées pour être remplacées, lors de la ponte suivante, par de nouveaux éléments.

Nous n'avons pas de remarque spéciale à faire sur les différences que peuvent présenter les phénomènes postérieurs à la ponte, chez les diverses espèces que nous avons étudiées. Ajoutons toutefois que les tritons ne nous ont jusqu'ici jamais présenté ni granules, ni sphérules de graisse (1).

## CONCLUSIONS.

Rappelons brièvement les points principaux ou nouveaux de notre travail.

### Anatomie.

#### OVAIRE.

Chez les *anoures* :

1° Il est formé de cinq à six cavités virtuelles entièrement closes, contrairement à l'opinion de ECKER, SPENGEL, WIEDERSHEIM, etc.

2° Il est constitué originairement par un massif cellulaire plein, qui se clive par la suite.

3° La déhiscence de l'œuf se fait par la face péritonéale de l'ovaire.

Chez les *tritons*, l'ovaire est uniloculaire.

(1) Le développement que nous avons donné à l'explication des planches nous a permis d'être bref dans le texte au sujet de bien des détails qui pourraient intéresser le lecteur.

OVIDUCTE.

On y distingue chez les quatre espèces étudiées trois portions ayant des caractères microscopiques particuliers. Les rapports des orifices génitaux et urinaires avec le cloaque sont particulièrement intéressants.

Chez la *Rana temporaria* :

I. Les oviductes s'ouvrent séparément dans le cloaque, sur la face interne ou postérieure de deux papilles très développées et pendantes.

II. Les orifices des uretères sont placés plus haut que les orifices des oviductes, dans le sillon qui sépare les papilles à leur base.

III. Chez les jeunes individus, au contraire, il n'y a pas de papilles génitales et les orifices génitaux se trouvent au-dessus des orifices urinaires.

Chez le *Bufo vulgaris* :

I. Les oviductes se réunissent pour former un canal unique.

II. Ce canal pénètre dans une seule papille.

III. Les uretères s'ouvrent derrière la papille sur la face postérieure d'un recessus du cloaque, dans lequel la papille est logée.

Chez le *Triton punctatus* :

I. Les oviductes demeurent séparés et s'ouvrent chacun au sommet d'une papille cylindrique.

II. Les deux papilles sont implantées dans un court recessus du cloaque, situé au-dessus de l'embouchure du rectum et caché derrière celui-ci.

III. Les uretères, contrairement à ce qu'on observe chez la grenouille, pénètrent dans les papilles et s'ouvrent latéralement du côté externe.

Chez l'*Alytes obstetricans* :

I. Les oviductes se fusionnent en un canal utériforme, comme chez le *Bufo*.

II. Ce canal est court et s'ouvre non sur une vraie papille, mais sur une simple élévation de la muqueuse. Il n'y a pas de recessus génital.

III. Les uretères se réunissent en un seul canal court qui s'ouvre dans le cloaque plus bas que l'orifice génital.

## Histologie.

L'étude microscopique, faite pour la première fois d'une manière suivie, justifie pleinement la division que nous avons adoptée.

*Rana temporaria.*

Portion supérieure. Elle est formée par une couche conjonctive qui en constitue le squelette, et tapissée en dedans par un épithélium cylindrique à cils vibratils, en dehors par un épithélium aplati également vibratil. Dans son épaisseur il existe une couche de fibres musculaires lisses.

Portion moyenne ou glandulaire. Elle comprend un endothélium péritonéal, une couche conjonctive et une couche glandulaire.

Cette dernière est formée d'un nombre immense de tubules cylindriques, disposés radialement autour de la lumière du canal.

Sa face interne est parcourue de sillons longitudinaux séparés par des bourrelets saillants qui sont tapissés par un épithélium vibratil (bourrelets moteurs).

Au début du développement, la paroi de l'oviducte est recouverte par un épithélium simple. Celui-ci prolifère bientôt activement et se plisse longitudinalement. En même temps on voit apparaître au fond de ces sillons longitudinaux les premières traces des tubules. La formation des sillons et celle des tubules sont presque simultanées.

Les tubules à l'état adulte sont formés de cellules glandulaires contenant un centre spécial d'irradiation en dehors du noyau et des enclaves albuminoïdes sous forme de sphérules.

Ce ne sont pas des cellules caliciformes, comme le croyaient Neuman et Stüve.

Les tubules se terminent dans les sillons par des cellules à cils vibratils qui constituent les bourrelets. Ces dernières peuvent à leur tour se gorger d'enclaves albuminoïdes et devenir sécrétantes.

Portion inférieure. La transition de la portion moyenne à l'ampoule inférieure se fait brusquement et, à cet endroit, les derniers tubules ont un aspect particulier. Ils sont longs, pendants et enchevêtrés les uns dans les autres; leur portion interne ou terminale est constituée par des cellules à cytoplasme granuleux sans dépôt brillant; l'externe, par des cellules gonflées d'albuminoïdes, ayant les mêmes caractères que dans la région moyenne. Le reste de la poche est revêtu d'un épithélium vibratil entremêlé de cellules caliciformes.

*Bufo vulgaris.*

Cette espèce diffère très peu de la grenouille au point de vue histologique; il n'y a à noter que la transition insensible de la portion moyenne à la portion inférieure.

*Alytes obstetricans.*

Portion moyenne. Chez cette espèce la portion moyenne est très remarquable. D'abord elle contient dans sa paroi conjonctive une tunique musculaire qui se poursuit sur toute la longueur de l'organe. Ensuite elle se divise en trois parties qui se distinguent par la structure de leur couche épithéliale.

a) *Partie supérieure.* Les tubules y sont courts et larges; les bourrelets ciliés, peu développés et envahis par les cellules glandulaires.

b) *Partie moyenne.* Les tubules y sont plus longs; les bourrelets plus développés et formés exclusivement de cellules à cils vibratils; le contenu cellulaire est jaunâtre et très dense.

c) *Partie inférieure.* Elle ne contient plus de tubules, mais des plis longitudinaux formés de cellules vibratiles et de cellules glandulaires.

Portion inférieure. Elle est dépourvue de fibres musculaires et recouverte d'un épithélium pavimenteux.

*Triton punctatus.*

Les portions supérieure et inférieure ne présentent rien de spécial.

Portion moyenne. Elle est entièrement dépourvue de tubules glandulaires; les cellules vibratiles y sont disséminées entre les autres. On peut la diviser en trois régions distinctes : la première et la dernière caractérisées par l'abondance des cellules à cils vibratils; la seconde, au contraire, renferme peu de cellules vibratiles et l'on y rencontre souvent des éléments à différents degrés de réplétion.

## Physiologie.

*Rana temporaria.*

Chute des œufs. Les œufs tombent de l'ovaire par sa face péritonéale, et leur passage à travers le péritoine ne dure guère plus de deux heures. L'intervention du mâle n'est pas indispensable, néanmoins elle

peut favoriser la déhiscence ovulaire par la stase sanguine qu'elle détermine dans toute la grande circulation.

Cheminement des œufs. — *A travers le péritoine.* Les œufs sont amenés dans les lobes supérieurs du cœlome par l'action des cils vibratils éparpillés dans le péritoine. — *A travers l'oviducte.* Leur progression est également due à l'action des cils vibratils.

Modifications des parois pendant le passage de l'œuf. — Les *bandes motrices* s'aplatissent sous l'action de l'œuf qui passe, de telle façon que, là où il doit éprouver plus de résistance, il subit précisément l'action d'un plus grand nombre de cils moteurs.

*Bandes sécrétantes.* Les cellules des tubules crèvent et déversent leur produit dans la lumière du canal.

Les cellules commencent à sécréter avant le passage de l'œuf. On peut voir dans la maturité de la cellule, dans les contractions de la presse abdominale et dans la turgescence des vaisseaux sanguins des causes suffisantes pour la mise en train du phénomène de la sécrétion.

Modifications des œufs et du produit sécrété. *Les œufs* glissent autant qu'ils roulent dans la lumière du canal en se moulant sur la forme de celui-ci et en le dilatant le moins possible.

*Le produit sécrété* est attiré dans la lumière de l'oviducte par l'action des cils vibratils, et arrive sous forme de cordon pelotonné dans la poche inférieure. A ce moment, les œufs paraissent plongés dans une masse compacte, mais ils ont déjà tous une enveloppe propre sécrétée par la partie supérieure de l'oviducte : c'est *la capsule interne.*

Dans la poche inférieure, où les œufs séjournent un certain temps, se fait le partage de la masse muqueuse sécrétée par les dernières portions de l'oviducte : c'est *la capsule externe.*

*Bufo vulgaris.*

Comme chez la grenouille les œufs possèdent une enveloppe propre *(capsule interne)* et une enveloppe commune à tout le cordon *(capsule externe).* Ils ne s'arrêtent pas dans l'oviducte : la déhiscence, le passage à travers le péritoine et l'oviducte et la ponte y sont simultanés.

*Alytes obstetricans.*

Les deux premières parties de la portion glandulaire laissent seules sur l'œuf des traces de leur produit de sécrétion. La première enveloppe (*capsule interne*), blanchâtre, est sécrétée par la partie supérieure; la seconde, sécrétée par la partie moyenne, forme la capsule externe et le mince cordon qui relie entre eux les œufs d'une même ponte.

*Triton punctatus.*

Chez cette espèce la ponte se fait en plusieurs fois; les œufs tombent un à un dans le péritoine et vont se tasser en colonne à la base de l'oviducte. Ce triton pond des chapelets de cinq ou six œufs, ou bien des œufs isolés. Les enveloppes ovulaires sont formées par trois couches, correspondantes aux trois parties de la portion glandulaire. L'œuf est poussé dans le cloaque par une action réflexe, semblable à celle qui provoque l'accouchement des mammifères.

### État des organes après la ponte.

1° Après la ponte les tubules ont fortement diminué de volume.

2° Leur lumière est béante.

3° Leur tunique conjonctive est épaisse, lâche et distendue.

4° Les cellules épithéliales ont diminué fortement de volume, sont largement ouvertes et laissent encore sortir des masses muqueuses.

Les membranes se reforment bientôt et la réparation des cellules commence par l'apparition de petites masses granuleuses et graisseuses que les auteurs ont toujours considérées, bien à tort cependant, comme l'indice d'une dégénérescence.

# EXPLICATION DES PLANCHES.

LÉGENDE.

*p*, *pap* : papille
*or* : orifice
*o-cl* : orifice cloacal
*cl* : cloaque
*p-i* : poche inférieure (utérus)
*ovid* : oviducte
*R* : Rectum
*ov* : ovaire
*o* : œuf
*o-v* : œuf vieux
*o-j* : œuf jeune
*o-m* : œuf moyen
*ca* : capillaire
*fol* : follicule
*es* : estomac
*c* : cœur
*g* : gaîne
*D* : Déchirure
*N* : Rein
*tr* : trompe
*c-p* : cavité péritonéale
*c-c* : cellule caliciforme
*s-i* : sillon interpapillaire
*V* : Vessie
*m-s* : muscles longitudinaux
*m-l* : muscles circulaires
*f-c-d* : fente cloacale dorsale
*n* : noyau
*b-m* : bande motrice, bourrelet moteur
*pl* : pli
*t-c* : tissu conjonctif
*c r* : centre réticulé d'irradiation
*f-m* : fibre musculaire
*T-b* : Tubule
*b-s* : bande sécrétante
*e-v-p* : épithélium vibratil péritonéal
*e-v-ovid* : » » de l'oviducte
*m-v* : membrane vitelline
*c-i* : capsule interne
*c-e* : capsule externe
*pr* : perle
*m-a* : membrane agglutinante

## PLANCHE I.

FIG. **1**. *Rana temporaria*. L'ovaire de gauche est étalé et insufflé; on y voit six lobes.

FIG. **2**. *Bufo vulgaris*. Au moment de la ponte. Les ovaires, *ov*, revenus sur eux-mêmes, grisâtres, sous l'estomac, *es*. Les œufs, *o*, plus noirs, sont libres dans la cavité péritonéale; enfin la trompe de l'oviducte est ouverte et contient un œuf. L'oviducte, *ovid*, est rempli d'œufs sur tout son parcours. Entre les pattes postérieures les deux cordons sortent déjà du cloaque.

FIG. **3**. *Rana temporaria*. Les ovaires, *ov*, sont vides; l'oviducte aussi. Les œufs sont amassés tous en *p-i*, poche inférieure.

FIG. **4**. *Triton punctatus*. L'ovaire de droite étalé renferme encore des œufs presqu'à maturité. L'oviducte en contient six arrivés à la partie inférieure qui n'est pas dilatée en ampoule; les autres, en *o*, suivent de loin.

FIG. **5**. *Rana temporaria*. Cloaque et rectum sont ouverts par la face ventrale : on voit, en *o-cl*, l'orifice cloacal. Sur la ligne médiane, en *p* et *or*, on voit les papilles terminales pendantes; sur les côtés, en *p-i*, la portion inférieure de l'oviducte dilatée par l'insufflation.

FIG. **6**. *Bufo vulgaris*. Cloaque et partie inférieure du rectum ouverts par la face ventrale. En *pa*, sur la ligne médiane, papille génitale unique au fond d'une fente cloacale dorsale.

FIG. **7**. *Triton punctatus*. Rectum et cloaque ouverts par la face ventrale. Sur la ligne médiane, en *p*, papilles génitales faisant saillie hors d'un recessus assez profond ; *or*, orifice de l'oviducte. En *ovid*, portion inférieure des deux oviductes s'engageant sous le tube digestif.

FIG. **8**. *Rana temporaria*. Oviducte coupé transversalement à la région où se fait la brusque transition de la portion supérieure de l'oviducte, *A*, à la portion moyenne, *B*. Un épithélium vibratil tapisse toute la lumière, et à gauche on voit la section des cinq premiers tubules. Gross., $c \times 2$.

FIG. **9**. Idem. Lambeau d'ovaire pris immédiatement après la ponte et étalé sur sa face interne; la face péritonéale regarde donc en haut. En *fol*, on voit un follicule ovarique vide; en *D*, la déchirure béante par où l'œuf est sorti; en *o-j*, des œufs jeunes; en *o-m*, des œufs de calibre moyen sans enclaves vitellines.

FIG. **10**. Idem. Coupe transversale d'un follicule vide : à droite on voit deux lambeaux de la membrane ovarique, cessant brusquement au niveau d'une ouverture béante dans la cavité péritonéale, correspondant à *D* de la FIG. **9**. Les petites cellules qui sont libres dans la cavité, formaient l'enveloppe adhésive de l'œuf. Gross., $A \times 4$.

FIG. **11**. Idem. Bourrelet cilié pris dans une coupe transversale de la poche inférieure, *c*. Quelques cellules commencent à se gonfler. $D \times 4$.

FIG. **12**. Idem. Lambeau d'oviducte ouvert et étalé à frais; il n'y a pas de bande longitudinale. $A \times 2$

## PLANCHE II.

FIG. **13**. Idem. Coupe transversale à travers le cloaque : en *pap*, on voit les papilles libres de toute adhérence; en *ovid*, la terminaison en cuiller des oviductes sur les papilles. 1/2 $A \times 2$.

FIG. **14**. Idem. Coupe de la même série que la précédente : ici les deux papilles sont encore libres, mais au milieu de chacune d'elles, les oviductes apparaissent sous forme de tubes fermés. 1/2 $A \times 2$.

FIG. **15**. Idem. Les papilles ne sont plus libres; elles sont adhérentes en haut, à la paroi dorsale du cloaque; en *ur*, au-dessus des deux papilles, les deux uretères apparaissent ouverts dans un sillon, *s-i*, interpapillaire; les deux oviductes en rosace sont contenus dans les papilles. 1/2 $A \times 2$.

FIG. **16**. Idem. On voit, en *pap*, les deux papilles adhérentes; dans chacune d'elles, en *ovid*, les deux oviductes en rosace, et au-dessus de ceux-ci, en dehors des papilles, les deux uretères bien limités. 1/2 $A \times 2$.

FIG. **17**. Idem. Coupe transversale passant par la base des papilles, au niveau de leur insertion sur la paroi dorsale; le sillon interpapillaire a presque disparu; les papilles ne sont plus distinctes, leur réunion forme un seul bourrelet saillant. Les deux oviductes sont déjà très larges et les uretères aplatis. 1/2 *A* × 2.

FIG. **18**. Idem. Anomalie. Il y a trois oviductes en rosace; l'un d'eux se termine en cul-de-sac, en bas. Il y a aussi trois uretères; celui du milieu se termine en cul-de-sac, en haut.

FIG. **19**. Idem. Coupe provenant d'un individu jeune : les papilles ne sont pas encore formées; l'un des oviductes s'ouvre par une fente; en *m-l*, on voit la tunique musculaire circulaire; en *m-s*, les muscles longitudinaux; en *v*, le col de la vessie. *A* × 2.

FIG. **20**. Idem. Coupe transversale de la même série : ici les quatre canaux sont distincts; le tissu conjonctif rayonne à l'entour des oviductes; la tunique musculaire fait par en bas le tour complet du rectum. *A* × 2.

FIG. **21**. *Bufo vulgaris*. Portion d'une coupe transversale au niveau du recessus génital, *f-c-d*, ou fente cloacale dorsale, dans laquelle on voit, en *pap*, l'oviducte se terminant en cuiller sur la papille unique. L'aspect général de la coupe est analogue à celui de la FIG. **24**. 1/2 *A* × 2.

NOTA. Les FIG. **21** à **27** sont renversées : le graveur les a distribuées ainsi, mais il est évident que les uretères et le reste sont toujours en haut.

FIG. **22**. Idem. La papille, libre de toute adhérence, renferme en son intérieur un seul canal : l'oviducte, qui commence à se plisser. En *ur*, *ur*, on voit les deux uretères s'ouvrir sur les côtés de la papille. Gross., 1/2 *A* × 2.

FIG. **23**. Idem. La papille est réunie à la paroi dorsale par de minces replis conjonctifs; elle contient un seul canal qui se plisse de plus en plus; au-dessus d'elle les deux uretères sont distincts et fermés sur les côtés.

FIG. **24**. Idem. Coupe générale de la région où se trouve la fente cloacale dorsale. Elle montre la communication de cette fente avec le cloaque; au fond de la fente un bourrelet fait saillie : c'est le point d'implantation du canal unique contenu dans la papille; sur la paroi dorsale, en *ur*, on voit les deux uretères. Gross., 1/3 *A* × 2.

FIG. **25**. Idem. Coupe générale de la région : la fente cloacale n'existe pas encore; entre le canal unique, *ovid*, et le rectum, *R*, apparaît le premier cul-de-sac de la fente cloacale; tous les autres éléments de la FIG. **24** s'y retrouvent. 1/3 *A* × 2.

FIG. **26**. Idem. Le canal unique, énormément élargi, présente un bourrelet tendant à le diviser en deux compartiments. Gross., 1/3 *A* × 2.

FIG. **27**. Idem. Dans cette coupe, qui est un peu plus haut, les deux oviductes sont distincts; la division commencée est opérée. 1/3 *A* × 3.

## PLANCHE III.

FIG. **28**. *Triton punctatus*. On y voit, dans la moitié supérieure du canal, l'épithélium du cloaque; dans la moitié inférieure, l'épithélium rectal, et en *V*, le col vésical. 1/2 *A* × 2.

FIG. **29**. Idem. .Coupe transversale située un peu plus haut. On y voit la communication du rectum avec le recessus cloacal, qui contient les deux papilles libres de toute adhérence. La droite est coupée obliquement; celle de gauche contient, en son milieu, la section transversale de l'oviducte, et sur son bord externe, en *ur*, l'embouchure d'un uretère dans le recessus cloacal. 1/2 *A* × 2.

FIG. **30**. Idem. Il n'y a plus communication entre le rectum et le recessus cloacal; les deux papilles sont libres; celle de gauche seule contient, en son milieu, l'oviducte en rosace, et, en *ur*, l'uretère bien circonscrit. 1/2 *A* × 2.

FIG. **31**. Idem. Coupe de la même série : ici les deux papilles ne sont plus libres; dans celle de gauche on voit, au milieu, l'oviducte, *ovid*, et l'uretère contenu dans le massif de tissu conjonctif environnant, entre l'oviducte et les culs-de-sac du recessus cloacal. La papille de droite rencontre l'oviducte sur sa face externe. 1 2 *A* × 2.

FIG. **32**. Idem. Les deux papilles contiennent chacune un oviducte, et, à gauche, entre deux culs-de-sac du recessus cloacal, l'uretère qui pénètre dans le massif papillaire. 1/2 *A* × 2.

FIG. **33**. Idem. Dans cette figure on voit les derniers vestiges des culs-de-sac, en *cl*; au centre, les deux oviductes plissés, et en *ur*, les deux uretères. Grossiss., 1 2 *A* × 2.

PIG. **34**. *Rana temporaria*. Coupe transversale de l'entonnoir de l'oviducte (portion *A*). La face convexe de la figure représente le côté adhérent à la paroi du corps. La face concave regarde la cavité péritonéale. Gross., 1/2 *A* × 2.

FIG. **35**. Idem. C'est un morceau de la paroi appartenant à la figure précédente, pris au grossissement de *D* × 4. La convexité se trouve dans la lumière de l'oviducte et est tapissée d'un épithélium cylindrique vibratil. La tunique conjonctive contient des fibres lisses longitudinales et circulaires, en *m-l* et en *m-s*. Enfin, dans la convexité l'épithélium péritonéal tapisse la cavité; il est aplati et vibratil.

FIG. **36**. Idem. Coupe transversale de l'oviducte : dans sa portion supérieure, *A*, l'épithélium est exclusivement vibratil. Il n'y a plus de fibres lisses, et à cet endroit le péritoine est tapissé d'un endothélium. Gross., *c* × 2.

FIG. **37**. Idem. Coupe transversale de la portion glandulaire, *B*. On y voit des tubules coupés longitudinalement, d'autres obliquement, d'autres transversalement; ils se terminent dans la lumière du canal entre les bandes motrices, *b-m*. *A* × 2.

FIG. **38**. Idem. Individu très jeune; coupe transversale de la portion moyenne, *B* : tissu conjonctif très épais; couche épithéliale unicellulaire. Gross., *D* × 4.

FIG. **39**. Idem. Individu un peu plus âgé; coupe de la même portion, *B* : épithélium composé de deux ou trois assises de cellules. Gross., *D* × 4.

FIG. **40**. Idem. Individu encore plus âgé; coupe au même endroit; la couche épithéliale est plissée, en *pl*; les tubules sont formés, en *tb*; les bourrelets, en *b-b*.

FIG. **41**. Idem. Fragment d'oviducte étalé sur sa face externe; on y voit, en *b-s*, les bandes sécrétantes; en *b-m*, les bandes motrices; en *or*, les orifices des tubules cylindriques; en *c-c*, les orifices des cellules caliciformes. Gross., *D* × 4.

FIG. **42**. Idem. Bandes motrices coupées transversalement. Toutes les cellules y sont vibratiles. Les autres cellules non vibratiles font partie du tubule glandulaire, qui est coupé, lui, longitudinalement. *D* × 4.

FIG. **43**. Idem. Cellule glandulaire d'un tubule, vue de dos, prise dans une dissociation. Imm. homog. 1/12 × 4.

## PLANCHE IV.

FIG. **44**. Idem. Coupe transversale d'un tubule d'un individu adulte (portion glandulaire *B*); on voit dans chaque cellule, le noyau en *n*, et le centre réticulé d'irradiation, *c-r*; au centre, la lumière du tube et toutes les cellules fermées par des membranes. Gross., *D* × 4.

FIG. **45**. Idem. Coupe longitudinale d'un tubule dans sa partie supérieure (externe) : tous les éléments de la figure précédente s'y retrouvent. Gross., *D* × 4.

FIG. **46**. Idem. Une cellule prise dans la coupe précédente. Gross., 1/12 Imm. homog. × 4.

FIG. **47**. Idem. Coupe longitudinale de l'oviducte faite au niveau de la transition entre la portion moyenne *B* et la portion inférieure *C*; on y voit les derniers tubules et les premières cellules vibratiles qui tapissent la portion inférieure.

FIG. **48**. *Bufo vulgaris*. Coupe transversale dans le bas de la portion moyenne, *B* : le tubule est coupé longitudinalement; le cul-de-sac est composé uniquement de cellules glandulaires; les bandes motrices sont très fortes et parsemées de cellules caliciformes. *D* × 4.

FIG. **49**. Idem. Les tubules sont entr'ouverts sous la pression d'un œuf retardataire; les cellules y sont comprimées et ont perdu énormément de leur volume.

FIG. **50**. Idem. Tubule vu de dos, pris dans une coupe provenant du *Bufo vulgaris*.

FIG. **51**. *Alytes obstetricans*. Paroi de la portion supérieure de l'oviducte. Dans la tunique conjonctive, fibres longitudinales, en *f-l*, et fibres circulaires, en *f-c*; à l'intérieur, cellules cylindriques vibratiles. Gross., 1/12 Imm. hom. × 4.

FIG. **52**. Idem. Coupe transversale d'un tubule de la région *B-a*, après une première ponte; cellules à différents degrés de réplétion : les unes ouvertes, les autres fermées, les plus remplies montrent leur centre spécial d'irradiation. Gross., 1/12 Imm. homog. × 4.

FIG. **53**. Idem. Tubule coupé longitudinalement à son embouchure dans le canal; les cellules glandulaires des bandes motrices sont ouvertes, celles qui sont dans la lumière du tubule, sont fermées. 1/12 Imm. homog. × 4.

FIG. **54**. Idem. Portion supérieure d'un tubule de la portion *B-b* de l'oviducte; certaines cellules sont beaucoup plus gonflées que les autres; toutes sont beaucoup plus petites que celles de la FIG. **53**. 1/12 Imm. homog. × 4.

FIG. **55**. Idem. Partie inférieure d'un tubule dont la lumière est largement ouverte, de la région *B-b* (portion glandulaire moyenne). La bande motrice est exclusivement composée de cellules vibratiles. Toutes les cellules glandulaires sont fermées, quoique ayant fonctionné une fois. 1/12 Imm. homog. × 4.

FIG. **56**. Idem. Coupe faite dans la portion inférieure de l'oviducte au moment où l'épithélium cesse d'être glandulaire et vibratil, pour devenir pavimenteux (région *B-c*). Imm. 1/12 × 4.

FIG. **57**. *Triton cristatus*. Coupe transversale de l'entonnoir dans la portion *A* : épithélium exclusivement vibratil; fibres musculaires circulaires, en *m-l*; fibres obliques, en *m-s*. Grossiss., *D* × 4.

## PLANCHE V.

FIG. **58**. Idem. Villosité prise dans une coupe faite à la région *B-c* (portion glandulaire inférieure); cellules à cils vibratils parsemées de cellules glandulaires; la tunique conjonctive contient plusieurs couches de fibres musculaires lisses. 1/12 Imm. homog. × 4.

FIG. **59**. *Triton punctatus*. Coupe transversale de la partie supérieure, *a*, de *B* (portion moyenne), donnant une idée générale de l'oviducte à l'état de repos. Gross., *A* × 2.

FIG. **60**. Idem. Fragment de la coupe précédente; cellules à cils vibratils nombreuses : coupe un peu oblique. Il y a deux ou trois rangées de noyaux; les noyaux les plus extrêmes appartiennent aux cellules inférieures à la coupe et ne sont pas de prétendus éléments de remplacement. *D* × 4.

FIG. **61**. Idem. Cellules de la région *B-b*, prise chez un individu, entre deux pontes; la partie la plus blanche commence à se gonfler. *D* × 4.

FIG. **62**. Idem. Cellules prises dans une coupe de la partie inférieure, *c*, de la portion *B*. Cellules vibratiles aplaties par les cellules voisines qui sont gonflées d'enclaves figurées. — Animal tué avant l'hibernation. *D* × 4.

FIG. **62**bis. Idem. Cellules prises dans la région *B-b* (partie moyenne de la portion *B*); pas de cellules à cils vibratils; protoplasme très granuleux. *D* × 4.

FIG. **63**. Idem. Cellules de la même région que la précédente; cellules plus petites à contenu moins granuleux. Gross., *D* × 4.

FIG. **64**. Idem. Cellules de la même région, *b*, dilatées par les enclaves; contenu beaucoup plus clair. Gross., *D* × 4.

FIG. **65**. *Triton cristatus*. Région *b*; pas de cellules à cils vibratils; cellules prises dans l'intervalle de deux pontes.

FIG. **66**. Idem. Cellules de la région *B-c*, prises dans l'intervalle de deux pontes; cellules à cils vibratils aplaties; cellules glandulaires à différents degrés de réplétion. *D* × 4.

FIG. **67**. *Triton punctatus*. Cellules ouvertes prises dans la région *B-a*, immédiatement après le passage de l'œuf. *D* × 4.

FIG. **68**. Idem. Cellules ouvertes et déversant leur contenu, prises dans la région *B-a*, au moment précis du passage de l'œuf. *D* × 4.

FIG. **69**. Idem. Cellules ouvertes prises au moment précis du passage de l'œuf; elles sont aplaties et déversent leur contenu sur la couche interne *c-i*. Région *B-a*. *D* × 4.

FIG. **70**. Idem. Cellules dans le même état, mais déjà dans la région moyenne *B-b*; commencement de la seconde couche ou capsule externe. *D* × 4.

FIG. **71**. *Rana temporaria*. Coupe longitudinale d'un tubule : toutes les cellules sont ouvertes et déversent leur contenu dans la lumière du tubule. Le contenu commence à s'écouler, les bandes sécrétantes font donc saillie dans la lumière du canal; les cellules vibratiles des bourrelets sont un peu refoulées. Région *B*, au moment du passage des œufs. *D* × 4.

FIG. **72**. Idem. Même stade un peu plus avancé; les bourrelets moteurs sont un peu plus écrasés. *D* × 4.

FIG. **73**. Idem. Coupe transversale d'un tubule au même stade, mais le déversement est moins avancé; il n'y a que quelques cellules crevées. *D* × 4.

FIG. **74**. Idem. Coupe oblique du stade de la FIG. **72**; toutes les cellules sont ouvertes; le centre d'irradiation réticulé a disparu. Gross., *D* 4.

FIG. **75**. *Bufo vulgaris*. Bourrelet moteur; on y voit des cellules caliciformes, déversant leur contenu au milieu de cellules à cils vibratils. Imm. homog. 1/12 × 4.

FIG. **76**. *Rana temporaria*. Coupe longitudinale d'un tubule : les cellules sont en voie d'éliminer ce qui leur reste de matière albuminoïde dégénérée et de reformer leur membrane; un amas de substance est dans la lumière du canal. *D* × 4.

## PLANCHE VI.

FIG. **77**. Idem. Coupe longitudinale d'un tubule : les cellules sont presque toutes vides, écrasées par l'œuf qui passe. Gross., *D* × 4.

FIG. **78**. Idem. Coupe transversale d'un tubule immédiatement après la ponte; toutes les cellules sont largement ouvertes; la lumière du canal est béante; il reste encore de la matière muqueuse dans les cellules. Imm. homog. × 4.

FIG. **79**. Idem. Coupe transversale d'un tubule : toutes les membranes sont reformées; les noyaux, arrondis; en haut deux cellules n'ont pas encore sécrété. Imm. homog. 1/12 × 4.

FIG. **80**. Idem. Coupe transversale du même objet. 1/12 × 4.

FIG. **81**. Idem. Coupe transversale d'un tubule pris dans un oviducte en dégénérescence graisseuse; on voit les vacuoles qui ont contenu la graisse enlevée par l'enrobage. Imm. homog. 1/12 × 4.

FIG. **82**. Idem. Coupe transversale d'un tubule en dégénérescence granulo-graisseuse; la lumière est encore remplie de substance granuleuse, toutes les cellules sont encore ouvertes. 1/12 × 4.

FIG. **83**. Idem. Coupe transversale d'un tubule en dégénérescence granulo-graisseuse, une cellule est encore ouverte et déverse son contenu dans le canal. 1 12 × 4.

FIG. **84**. Idem. Tubules où toutes les cellules sont reformées; le protoplasme est granuleux; il y a même des nucléoles dans les noyaux. 1/12 × 4.

FIG. **85**. Idem. Ilots de tubules aux différents stades décrits; le tissu conjonctif qui les unit, est très lâche. *D* × 4.

FIG. **86**. Idem. Cellules vibratiles d'un bourrelet moteur en dégénérescence; les deux du centre sont vides; l'une des cellules vibratiles est ouverte. 1/12 × 4.

FIG. **87**. *Alytes obstetricans*. Couches protectrices de l'œuf pondu : *m-v*, membrane vitelline; *c-i*, capsule interne; *c-e*, capsule externe. *D* × 4.

FIG. **88**. *Rana temporaria*. Couches protectrices de l'œuf pondu : *m-v*, membrane vitelline; *c-i*, capsule interne; *c-e*, capsule externe. *D* × 4.

FIG. **89**. *Bufo vulgaris*. Enveloppes protectrices de l'œuf; coupe transversale à travers le cordon d'œufs pondus; *c-i*, capsule interne; *c-e*, capsule externe. *A* × 2.

FIG. **90**. *Rana temporaria*. Amas d'œufs pondus; en *pr*, perles transparentes à frais.

FIG. **91**. *Triton cristatus*. Enveloppes protectrices de l'œuf : *m-v*, membrane vitelline; *c-i*, capsule interne; *c-e*, capsule externe; *m-a*, couche agglutinante. *D* × 4.

FIG. **92**. *Alytes obstetricans*. Quelques œufs pendant en grappe à une patte du mâle.

FIG. **93**. Idem. Dissection de l'oviducte; on y voit les trois portions, en *A-B-C*, et la subdivision de *B*, *a-b-c*.

FIG. **94**. Idem. Coupe transversale de la paroi dorsale du cloaque : en *s-u-g*, sillon urogénital où se jettent les deux uretères. *A* × 2.

FIG. **95**. Idem. Coupe de la même série, un peu plus élevée; on y voit, en *ur*, les deux uretères se réunir en *s-u-g*.

FIG. **96**. Idem. Dissection du cloaque; ouvert par sa face ventrale; en *p*, on voit l'éminence papillaire; en *s-u*, le sillon urinaire.

FIG. **97**. *Bufo vulgaris*. Coupe longitudinale d'un tubule dont la moitié est encore gonflée d'enclaves; les cellules de l'autre moitié ont sécrété et sont ouvertes dans la lumière. *D* × 4.

FIG. **98**. Idem. Œuf jeune, avec lunule très mince du côté de la face externe de l'ovaire. *A* × 4.

# TABLE DES MATIÈRES


Introduction . . . . . 417
Méthodes . . . . . 417
Division . . . . . 419
I. ANATOMIE . . . . . 420
OVAIRE . . . . . 420
OVIDUCTE . . . . . 423
*Rana temporaria* . . . . . 424
*Bufo vulgaris* . . . . . 427
*Triton punctatus* . . . . . 430
*Alytes obstetricans* . . . . . 432
II. HISTOLOGIE . . . . . 433
*Rana temporaria* . . . . . 433
*Bufo vulgaris* . . . . . 444
*Alytes obstetricans* . . . . . 444
*Triton punctatus* . . . . . 447
III. PHYSIOLOGIE . . . . . 450
*Rana temporaria* . . . . . 450
*Bufo vulgaris* . . . . . 461
*Alytes obstetricans* . . . . . 463
*Triton punctatus* . . . . . 465
IV. ÉTAT DES ORGANES APRÈS LA PONTE. . . . 467
Conclusions . . . . . 471
Explication des planches . . . . . 477

# TABLE DES MATIÈRES DU TOME VII


I. Nouvelles recherches sur la structure des organes segmentaires des hirudinées, par H. Bolsius, S. J. . . . . 1

II. La structure des centres nerveux : la moelle épinière et le cervelet, par A. Van Gehuchten . . . . . 79

III. Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères, par S. Ramon y Cajal . . . . . 123

IV. Contribution à l'étude de la fermentation du bacille commun de l'intestin, par E. Scruel . . . . . 177

V. Le bulbe olfactif chez quelques mammifères, par A. Van Gehuchten et I. Martin . . . . . 203

VI. Étude bactériologique sur les cystites, par A. Morelle. . 239

VII. Les organes ciliés des hirudinées. 1. L'organe cilié du genre Nephelis, par H. Bolsius, S. J. . . . . 289

VIII. Anaérobiose du bacille commun de l'intestin et de quelques autres bactéries, par Manille Ide . . . . . 323

IX. Glandes cutanées à canaux intracellulaires chez les crustacés édriophthalmes, par Manille Ide . . . . . 345

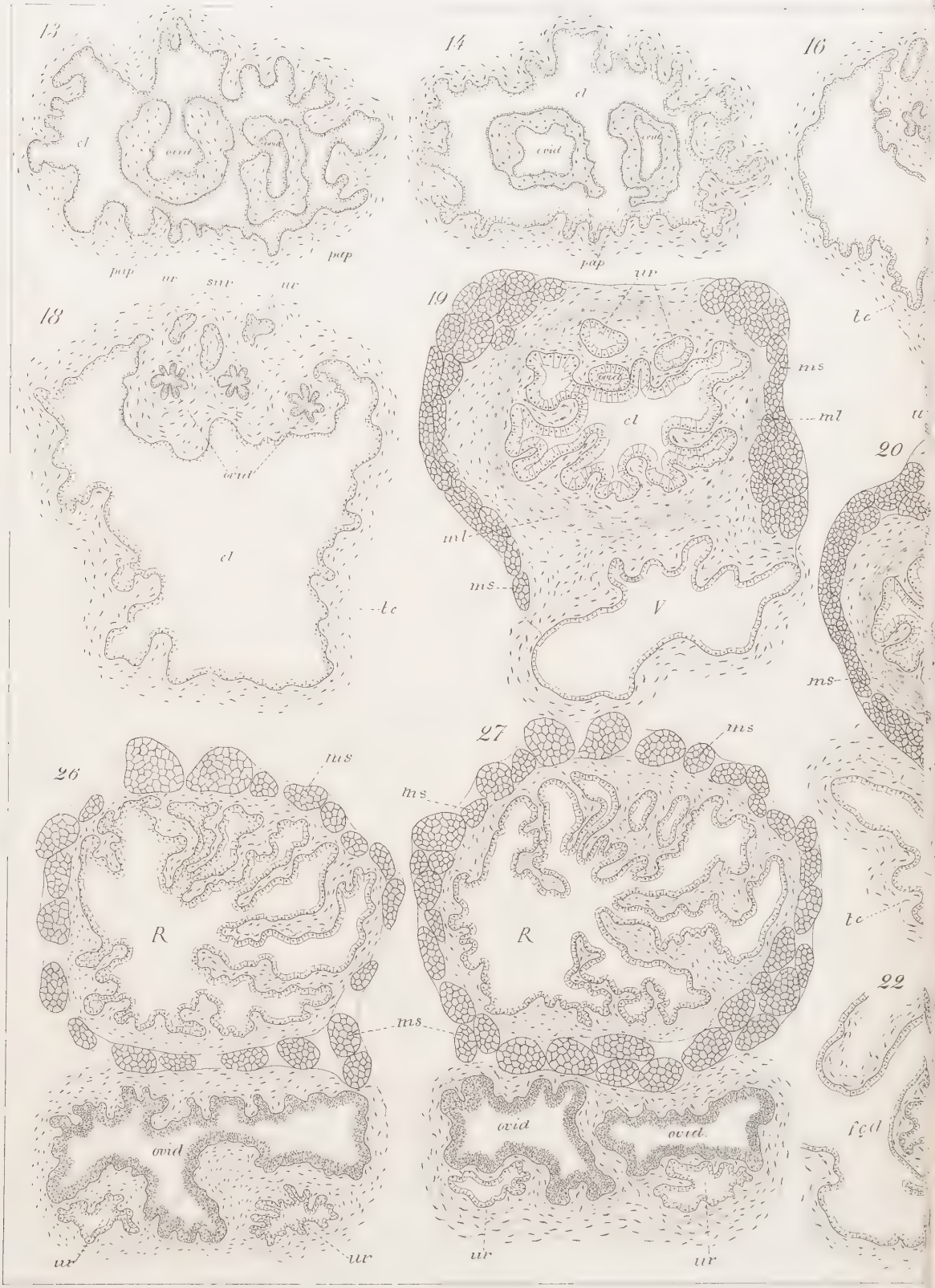
X. Les téguments séminaux des papavéracées, par A. Meunier . 375

XI. Recherches sur l'appareil génital femelle de quelques batraciens indigènes, par H. Lebrun . . . . . 415

*Planche I*

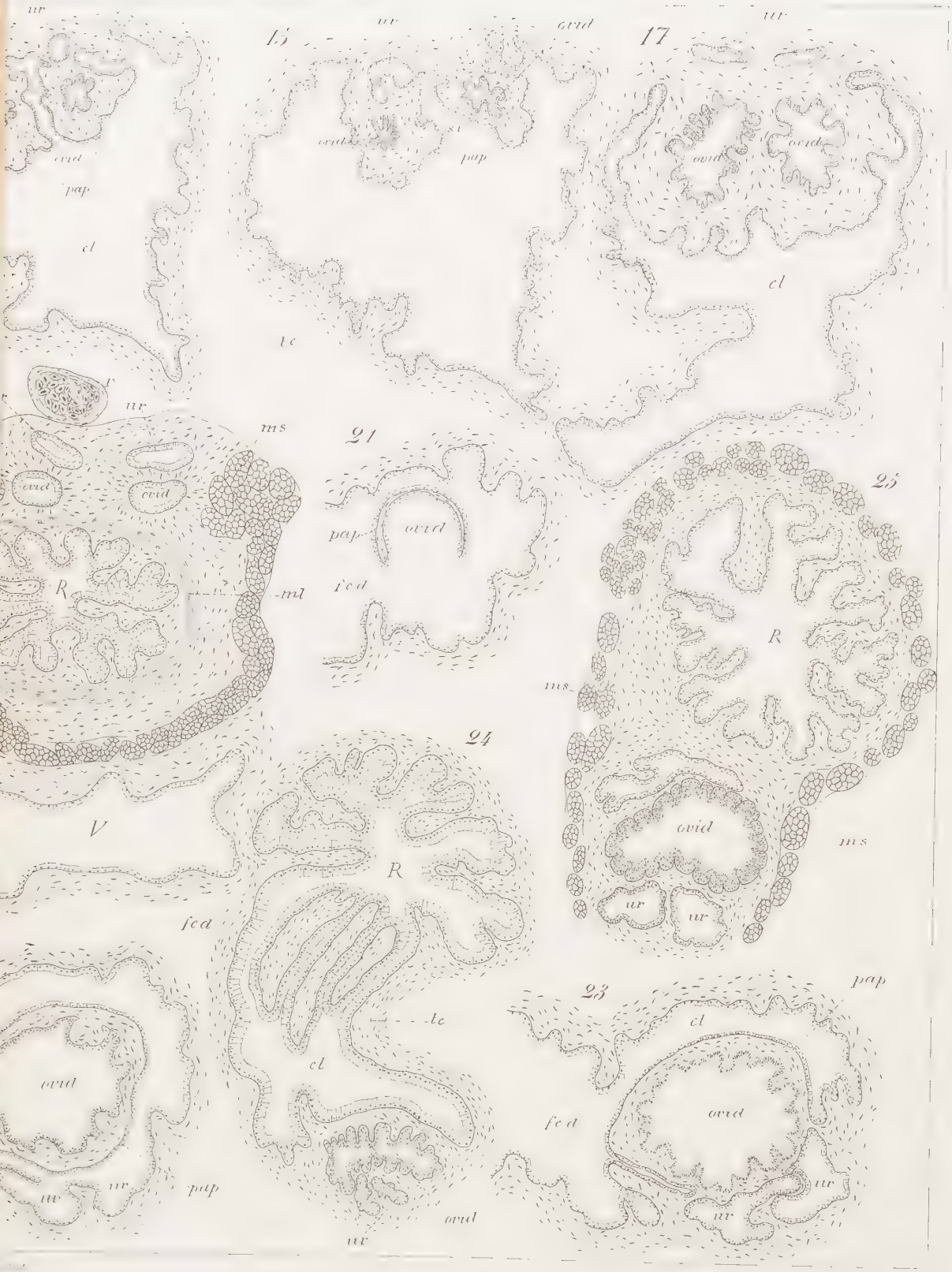
F Grele, sc

*Planche II*




H Debrun, ad nat. del.

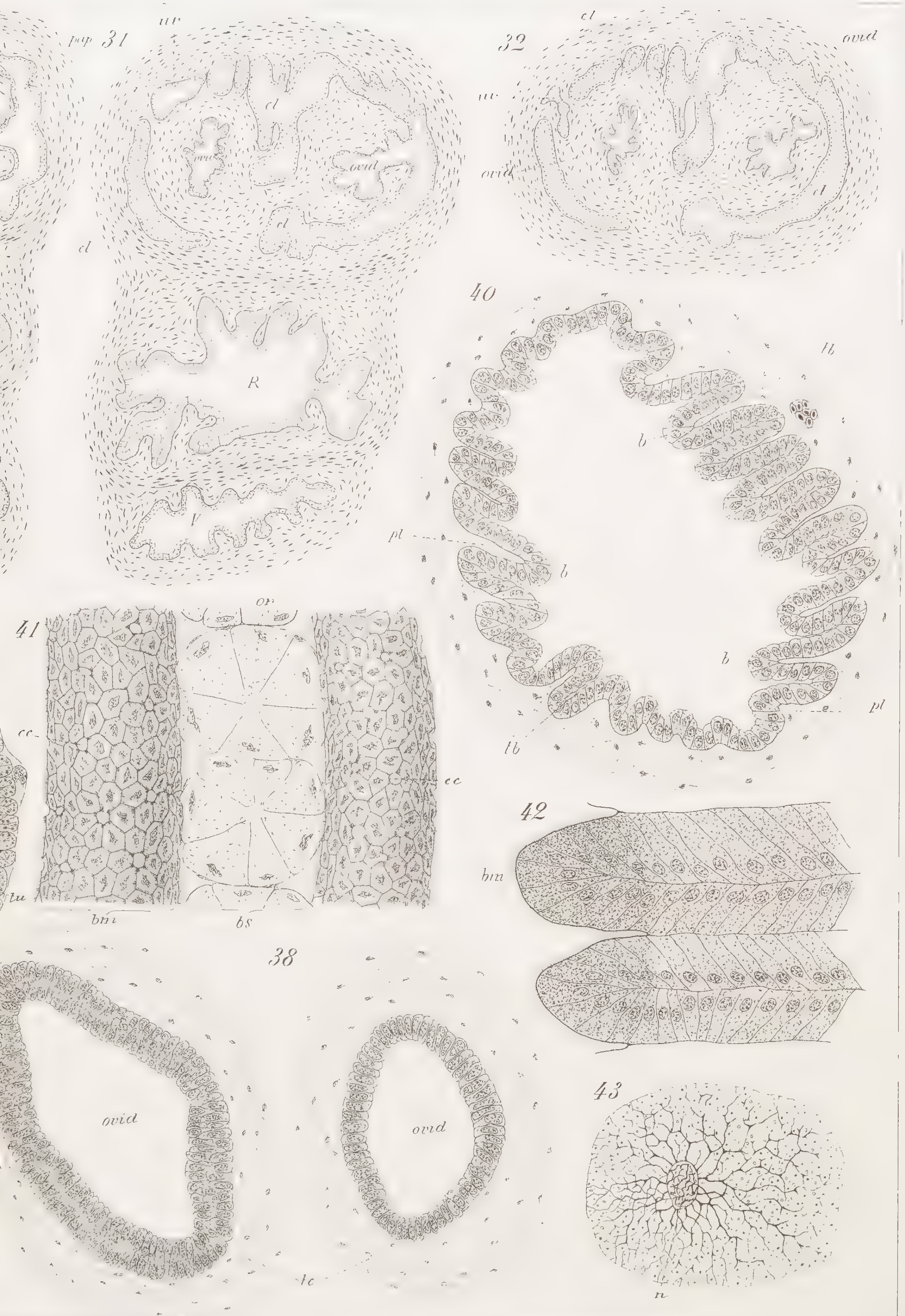
Lith Ch


ur
ovid
pap
cl
15
ovid
pap
ovid
17
ovid
ovid
cl
tc
ur
ms
21
ovid
ovid
pap
ovid
fcd
ml
R
25
R
ms
ovid
ms
ur
ur
24
V
R
fcd
tc
cl
ovid
ur
23
pap
cl
ovid
fcd
ur
ur
ovid
ur
ur
pap

F Giele sc

*Planche III*

*H.Lebrun, ad nat. del*

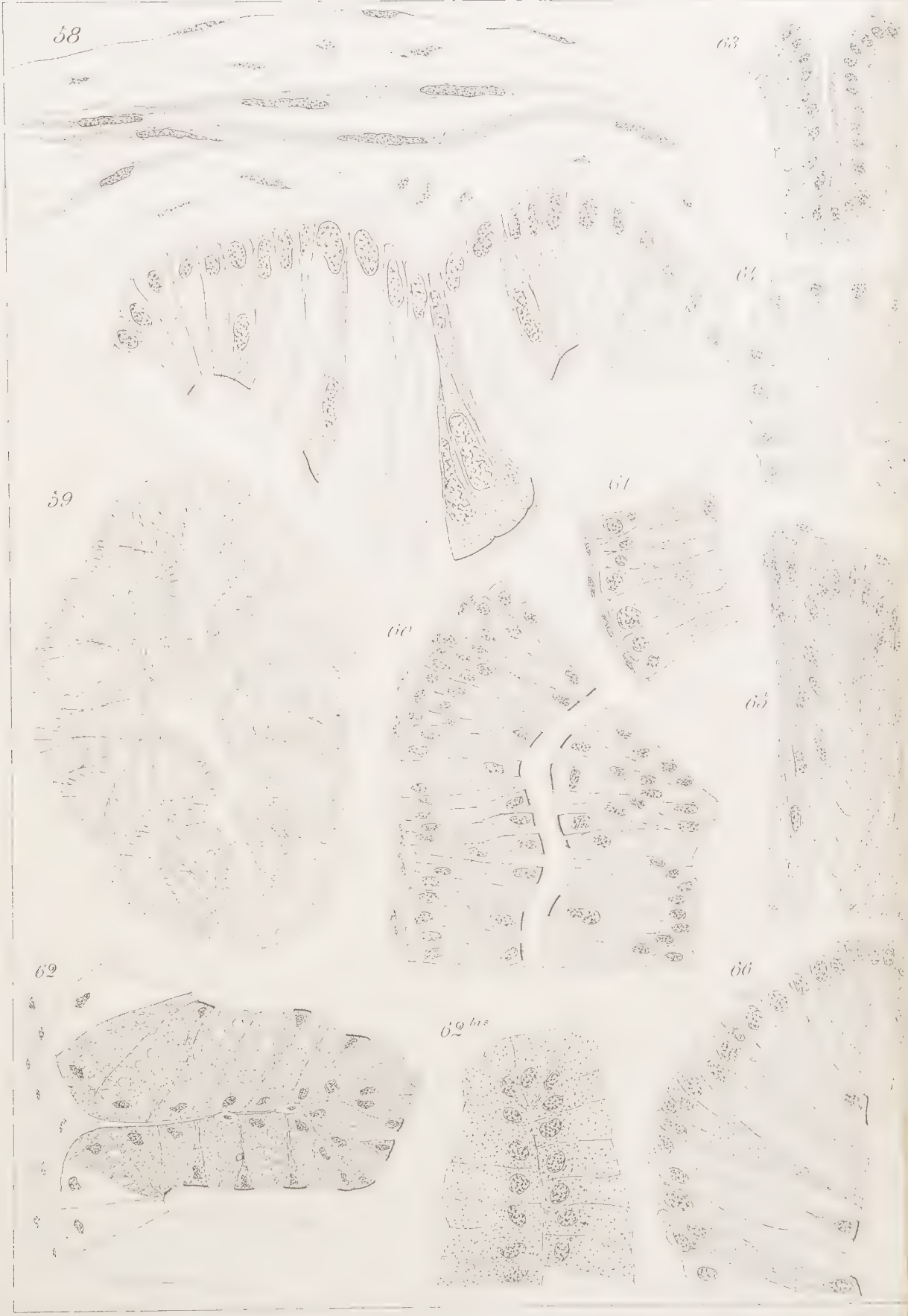



F Giele, sc

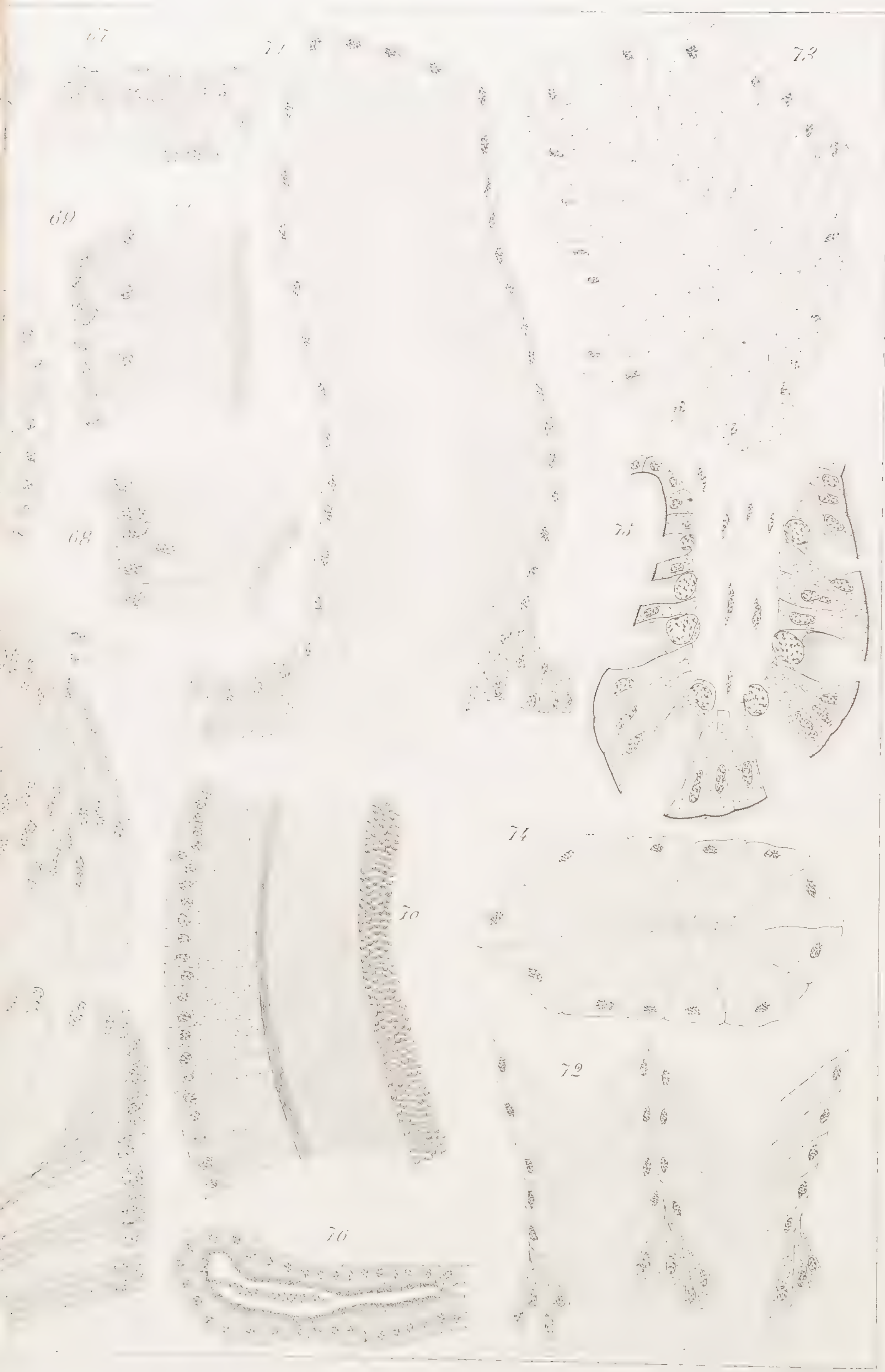
H.Lebrun ad nat del

F. Gielo sc

Planche V.

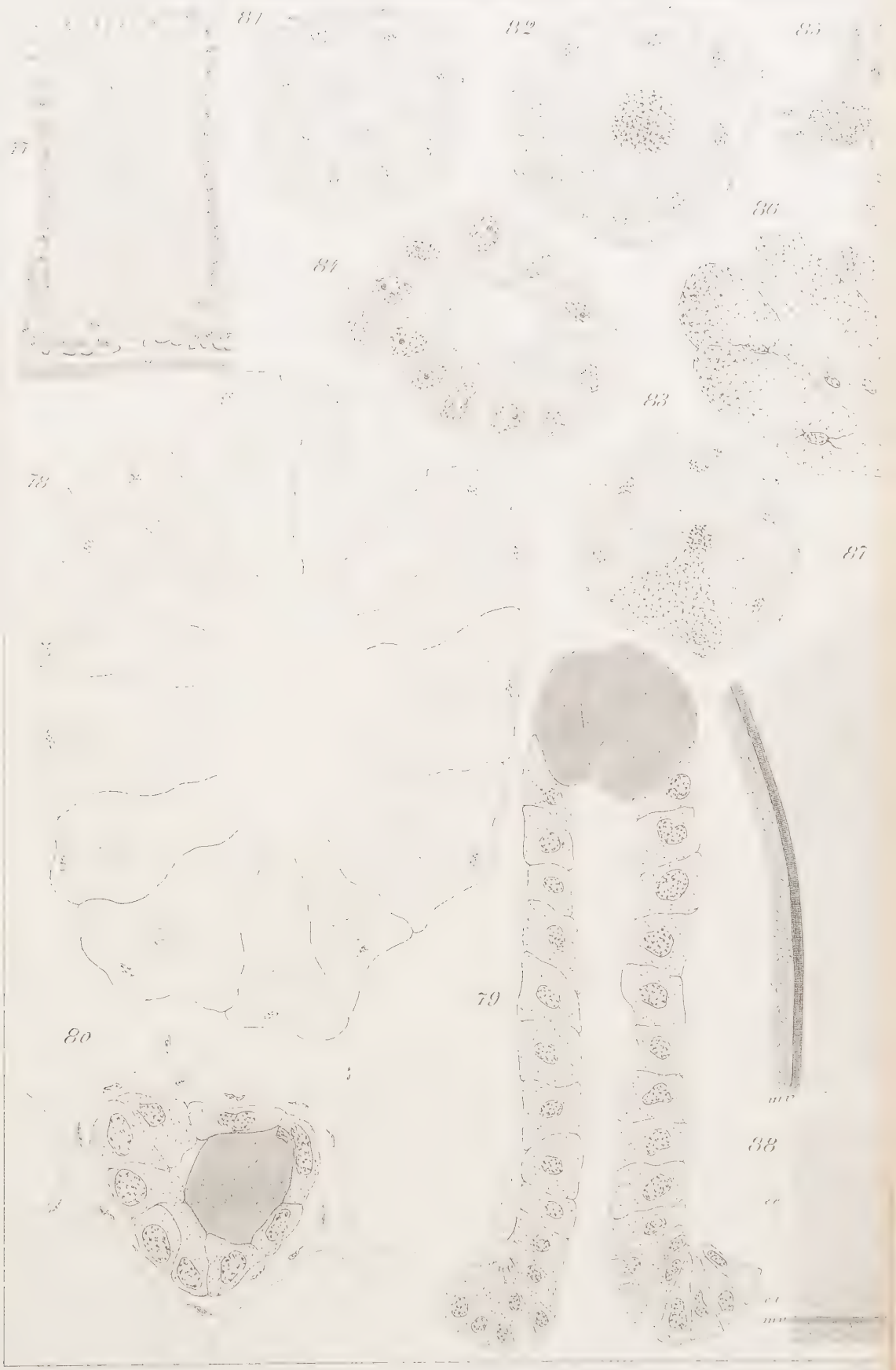


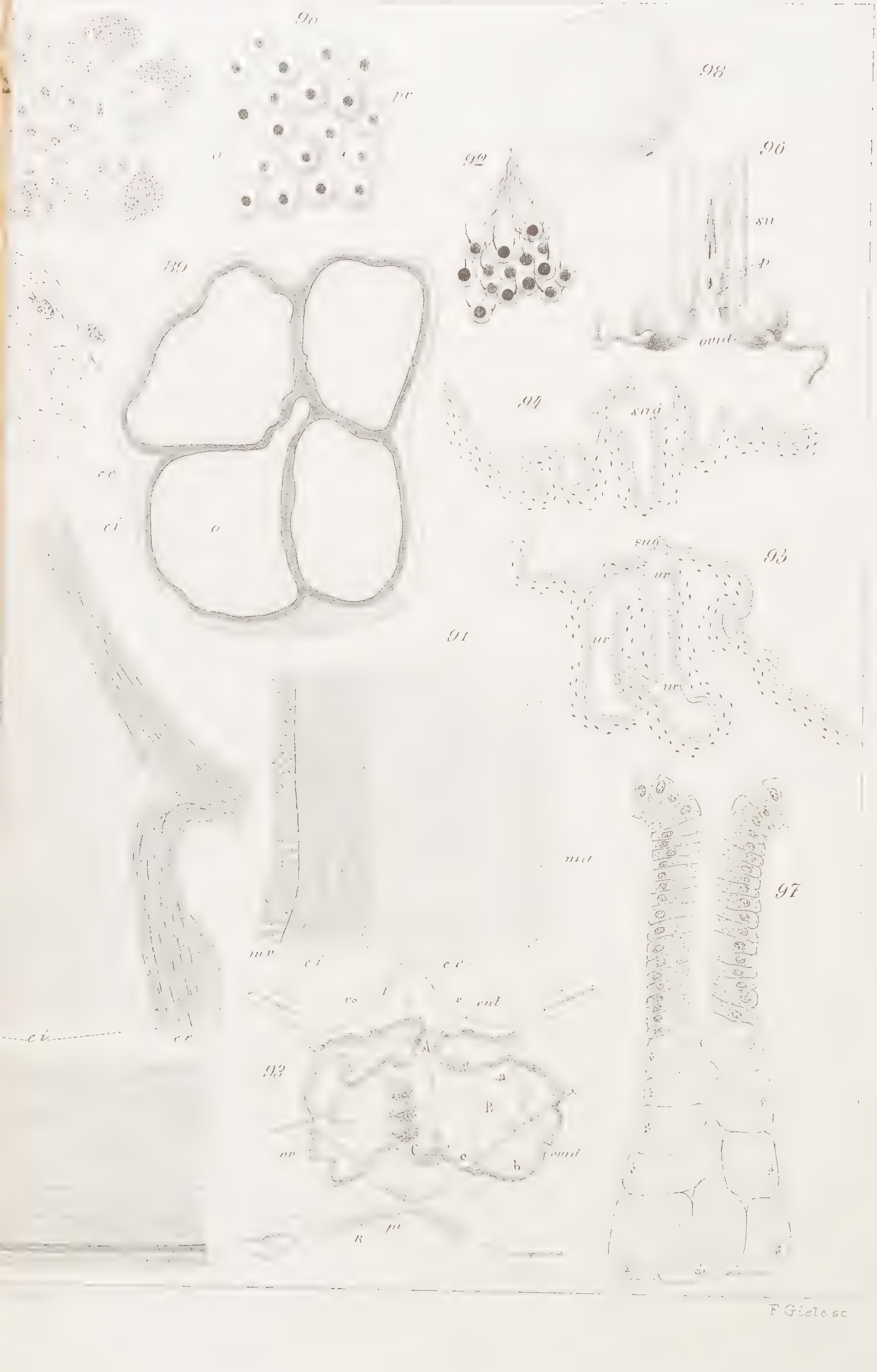

H Lebrun, ad nat del




F. Giele sc.

Planche VI





90
98
96
92
89
94
95
91
97
93
F Giele sc

COUNTWAY LIBRARY
HC 413M G